Aus dem Anatomischen Institut
der Philipps-Universität Marburg a. d. Lahn

Direktor: Professor Dr. med. G. Petry

VERGLEICHENDE HISTOCHEMISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DER VOGELNIERE (Columba livia domestica, Anas boschus domesticus, Gallus domesticus)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der gesamten Medizin
dem Fachbereich Humanmedizin
der Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

MARLENE WESTMEIER

aus Buchenau/Lahn

Marburg 1979

Druck: Mauersberger, Marburg/L.

Aus dem Anatomischen Institut
der Philipps-Universität Marburg a. d. Lahn

Direktor: Professor Dr. med. G. Petry

VERGLEICHENDE HISTOCHEMISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DER VOGELNIERE (Columba livia domestica, Anas boschus domesticus, Gallus domesticus)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der gesamten Medizin
dem Fachbereich Humanmedizin
der Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

MARLENE WESTMEIER

aus Buchenau/Lahn

Marburg 1979

Druck: Mauersberger, Marburg/L.

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Angenommen vom Fachbereich Humanmedizin
der Universität Marburg am: 2.3.1979

Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereichs
Humanmedizin

Dekan: Prof. Dr. med. F. Neurath
Referent: Prof. Dr. med. H. Amon
Correferent: Prof. Dr. med. G. Petry

Meinen Eltern

in Dankbarkeit gewidmet

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546011_0044

Inhaltsverzeichnis

		Seite
1.	Einleitung	1
2.	Material und Methode	3
3.	Ergebnisse	6
3.1.	Histologische Befunde	6
3.2.	Histochemische Befunde	17
3.2.1.	Neutrale Mucopolysaccharide	17
3.2.2.	Saure Mucopolysaccharide	19
3.2.3.	Lipide	22
3.2.4.	Alkalische Phosphatase	24
3.2.5.	Saure Phosphatase	26
3.2.6.	Adenosintriphosphatase	29
3.2.7.	ß-D-Glucuronidase	33
3.2.8.	ß-D-Galactosidase	37
3.2.9.	Esterasen	40
3.2.10.	Leucinaminopeptidase	45
3.2.11.	Cytochromoxidase	48
3.2.12.	Dehydrogenasen	50
3.2.12.1.	Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase	51
3.2.12.2.	Lactat-Dehydrogenase	53
3.2.12.3.	ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase	56
3.2.12.4.	Malat-Dehydrogenase	58
3.2.12.5.	Succinat-Dehydrogenase	60
3.2.12.6.	NADH-Tetrazoliumreduktase	62
4.	Diskussion	66
5.	Zusammenfassung	75
6.	Literaturverzeichnis	77

1. Einleitung

Die älteste Arbeit über den Aufbau der Vogelniere stammt von C.G.HÜFNER (1866). In seiner Arbeit "Anatomie und Physiologie der Harnkanälchen" unterscheidet er bei der Vogelniere Glomerulum, Hauptstück, dünnen und dicken Teil der Henleschen Schleife, Schaltstück und Sammelgang. F.VOIGT (1920) unterteilt das Nephron in vier Abschnitte.

1925 stellt R.SPANNER in einer umfassenden Arbeit den Pfortaderkreislauf der Vogelniere dar. Alle späteren Autoren bestätigen seine Angaben oder beziehen sich auf ihn.

A.FELDOTTO (1929) unterscheidet erstmals Rinden-und Markharnkanälchen. Eine umfassende Schilderung des Aufbaus der Vogelniere und ihres Pfortaderkreislaufs bringt W.v.MÖLLENDORF (1930) in seinem Handbuch der mikroskopischen Anatomie. Er reiht die Vogelniere zwischen Amphibien-und Säugerniere ein.

In neuerer Zeit fanden dann elektronenmikroskopische Untersuchungen am Glomerulum der Vogelniere durch R.K.PAK POY und J.S.ROBERTSON (1957) statt. Eine weitere umfassende Darstellung der Vogelniere bringt I.SPERBER (1960) und bestätigt im wesentlichen die Angaben seiner Vorgänger. Histologisch ergänzt wird diese Arbeit durch Frau CH.BERGER (1966), die erstmals von "kernreichen Tubuli" im Anfangsteil der Markzylinder berichtet, und durch O.W.JOHNSON und J.M.MUGAAS (1970), die den Aufbau der Markzylinder genauer darlegen und bei verschiedenen Spezies Dickenmessungen an den Schleifen und Sammelrohren vornehmen. In Fortsetzung dieser Arbeit berichtet O.W.JOHNSON (1974) über die relative Dicke des Marks, die bei kleinen Vögeln schlecht mit der Fähigkeit zur Wasserkonzentrierung korreliert. G.MICHEL und D.JUNGE (1971) vergleichen die Niere von Huhn und Ente miteinander, wobei sie artspezifische Besonderheiten in bezug auf Größe und Ausbildung der einzelnen Nephronabschnitte feststellen.

Zu den ersten histochemischen Arbeiten gehört die Darstellung der alkalischen Phosphatase, Naphtholesterase und Succinat-Dehydrogenase an der Taubenniere (CH.BERGER,1966). H.WENK (1966) beschreibt ebenfalls die Dehydrogenaseverteilung im Hauptstück, gewundenen Mittelstück und dicken Teil der Henleschen Schleife der Taubenniere. 1971 veröffentlicht D.JUNGE in seiner "Histochemie der Niere des Haushuhns" die Verteilung verschiedener Enzyme und Stoffe innerhalb des Nephrons vom zehnten Tag der Embryonalentwicklung an bis zum Erwachsenenalter. Diese Darstellung wird von D.JUNGE und G.MICHEL (1972) durch eine Untersuchung an der Entenniere ergänzt. M.ROBINSON und C.GOPINATH (1974) beschreiben in einer vergleichenden histochemischen Studie einige oxidative und hydrolytische Enzyme beim Huhn.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, über histologische und enzymhistochemische Methoden herauszufinden, ob es Unterschiede im Aufbau und im Enzymverteilungsmuster der Nieren verschiedener Vogelarten gibt, die aus unterschiedlichen Lebensräumen stammen. Hierzu wurden exemplarisch die drei Arten Huhn, Ente und Taube untersucht.

2. Material und Methode

Als Versuchstiere dienten männliche und weibliche ausgewachsene Jungvögel, und zwar sieben Haustauben (Columba livia domestica), fünf Enten (Anas boschus domestica) und sieben Hühner (Gallus domesticus). Die Enten und Tauben stammten aus freier Tierhaltung, die Hühner wurden auf einer Tierfarm in Käfigen aufgezogen. Nach Tötung der Tiere durch Dekapitation wurden die in Aushöhlungen des Beckens liegenden dreilappigen Nieren entnommen und durch Schnitte in der Transversalebene in mehrere Stücke zerteilt. Die Fixierung der Gewebe für die mikroskopische Anatomie erfolgte in jeweils drei Lösungen: Formol-Calcium-Gemisch nach J.R.BAKER (1946), 4-prozentiges Formalin und Glutaraldehyd. Nach Einbettung in Paraffin wurden die 5µm dicken Schnitte mit Hämalaun-Eosin nach P.MAYER (1891) und nach der MASSON-Trichrom-Methode (modifiziert nach CH.JERUSALEM,1963) gefärbt. Für die Histochemie wurden die Gewebsstückchen sofort mit CO_2-Schnee tiefgefroren und bei $-25^{o}C$ bis $-23^{o}C$ im Kryostaten (System DITTES DUSPIVA) 10µm dicke Schnitte angefertigt, die später mit dem jeweiligen Substrat entweder bei Zimmertemperatur oder bei $37^{o}C$ inkubiert wurden. Aus der folgenden Tabelle lassen sich die für die untersuchten Enzyme und Stoffe verwendeten Methoden entnehmen:

Tabelle 1

Mikrofotografie

Die histologischen und histochemischen Präparate wurden mit einem ZEISS-Photomikroskop fotografiert (Objektive:25/0,08 , 6,3/0,2 , 16/0,32 und 40/0,63 , Optovarstärken:1,25 , 1,6 und 2,0). Es wurden ein Verlaufsfilter und Schwarzweißfilme der Marke ILFORD PAN F (DIN 18) verwendet.

Tabelle 1

Stoffklasse	Methode	Fixierung
Glykogen bzw. neutrale Mucopolysaccharide	PAS-Reaktion nach J.F.A.McMANUS (1946)	1) Formol-Calcium 2) Formalin (4%) 3) Glutaraldehyd
Saure Mucopolysaccharide	Alcianblau-Färbung nach H.F.STEEDMAN (1950)	1) Formol-Calcium 2) Formalin (4%) 3) Glutaraldehyd
Lipide	Sudanschwarz-B-Färbung nach L.LISON (1934)	Gefrierschnitte, vorfixiert mit gepufferten Formalin nach R.D.LILLIE (1954), dann hypertones Gummisaccharose-Medium nach S.J.HOLT (1959)
Alkalische Phosphatase	Reaktion nach G.GOMORI (1939)	Gefrierschnitte, nativ
Saure Phosphatase	Reaktion nach T.BARKA und P.J.ANDERSON (1963)	Gefrierschnitte, vorfixiert, s.o.
ATP'ase	Reaktion nach H.A.PADYKULA und E.HERMAN (1955)	Gefrierschnitte, nativ
β-D-Glucuronidase	Reaktion nach M.HAYASHI (1964)	Gefrierschnitte, vorfixiert, s.o.

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Stoffklasse	Methode	Fixierung
β-Galactosidase	Reaktion nach Z.LOJDA (1970)	Gefrierschnitte, nachfixiert in Formalin (4%)
Esterase	Reaktion nach S.J.HOLT und R.F.J.WITHERS (1958)	Gefrierschnitte, vorfixiert, s.o.
Leucinaminopeptidase	Reaktion nach M.M.NACHLAS, D.T.CRAWFORD und A.M.SELIGMAN (1957)	Gefrierschnitte, nativ
Oxydasen (aerob): Cytochromoxydase	Reaktion nach M.S.BURSTONE (1960)	Gefrierschnitte, nativ
Dehydrogenasen (anaerob): Glucose-6-phosphat-DH Lactat-DH β-Hydroxybuttersäure-DH Malat-DH Succinat-DH NADH-T-Reduktase	Reaktion nach Z.LOJDA (1965)	Gefrierschnitte, nativ

3. Ergebnisse

3.1. Histologische Befunde

Die paarig angelegten, dreilappigen Vogelnieren sind im dorsalen Abdomen lokalisiert. Sie liegen dem Becken so eng an, daß sie mit ihrer dorsalen Oberfläche direkt in dessen Aushöhlung hineinpassen. Auf der ventralen Oberfläche läuft der Ureter entlang. die Nieren sind entsprechend der Körpergröße bei den Tauben am kleinsten ausgebildet. Sie sind von einer bindegewebigen dünnen Kapsel umgeben, die kleine abgeflachte Blutgefäße und Kapillarnetze durchscheinen läßt. Von der Kapsel dringen Bindegewebsfasern in das Innere der Nierenläppchen ein und bilden deren Interstitialgerüst (siehe auch G.MICHEL und D.JUNGE,1971). Die Nierenoberfläche erscheint höckrig. Dieses ist sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch bei der Ente viel deutlicher zu erkennen, als bei Huhn und Taube, wobei jede höckrige Vorwölbung einem Rindenläppchen entspricht. Die Organisation der Rindenläppchen erinnert an das lobuläre Muster der Leber (R.SPANNER,1925; W.v.MÖLLENDORF,1930).

Das zuführende venöse System hat seinen Ursprung in der aus dem kleinen Becken kommenden Vena hypogastrica, die mit dem Teilast der kaudal gegabelten Vena coccygo-mesenterica, einer Verbindung der Vena caudalis und der Leberpfortader, zusammenfließt. Dieser so gebildete Ast mündet in die Vena iliaca externa, die kurz vor der Einmündung der Nierenpfortader des Mittel-und Unterlappens eine Vena renalis afferens für den Oberlappen abgibt und gleichzeitig die Venae renales efferentes aufnimmt (W.v.MÖLLENDORF nach Angaben von R.SPANNER,1930). Die Endzweige dieses venösen Systems sind die Venae interlobulares, die in der Peripherie der Rindenläppchen - diese gleichsam einrahmend - gelegen sind. Deren kapilläre Äste verzweigen sich in den Läppchen um die Tubuli herum, um sich dann wieder zu ver-

einigen und die Vena centralis bilden. Die Zentralvene stellt den Beginn des rückführenden Systems dar (siehe E.GUSZAL, 1969). Die renalen Arterien begleiten die Venae efferentes.

In der mikroskopischen Übersicht wird die Gliederung der Niere in Rindenläppchen und zugehörige Markzylinder deutlich. Obwohl W.G.SILLER und R.M.HINDLE (1969) von einer zahlenmäßigen 1:1-Relation zwischen Rindenläppchen und Markzylindern sprechen, läßt sich aus der mikroskopischen Übersicht entnehmen, daß mehrere Rindenläppchen in einen Markzylinder einmünden, was auch von O.W.JOHNSON und J.M.MUGAAS (1970) beobachtet wurde. Dieses ist bei allen drei Vogelarten weitgehend gleich, Unterschiede zeigen sich dagegen im Größenverhältnis Mark zu Rinde. So erscheinen die Markzylinder bei der Ente klein gegenüber den relativ großen, dicht mit Tubuli vollgepackten Rindenläppchen. Bei der Taube und in den meisten Hühnernierenpräparaten sind beide annähernd gleich groß. Auch wirken die Markzylinder der Ente eher plump gegenüber den oft langgezogenen, in schmale Papillen ausmündenden Markeinheiten der Taube. Die Hühnerniere nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden ein (Abb. 2-5). Wie schon A.FELDOTTO (1929), W.v.MÖLLENDORF (1930) und in neuerer Zeit I.SPERBER (1960) in ihren Arbeiten darstellen, lassen sich zwei Arten von Harnkanälchen unterscheiden: zum einen die Rindenharnkanälchen, die vollkommen im Rindenbereich verlaufen, nur eine kurze Henlesche Schleife besitzen und deren dünner Schleifenteil fehlt, womit sie dem Reptiliennephron sehr ähnlich sind. Sie münden in die Rindensammelrohre ein. Zum anderen unterscheidet man Markharnkanälchen, die marknah an der Basis der Rindenläppchen liegen. Sie stimmen weitgehend mit dem Säugernephron überein, da sie Henlesche Schleifen besitzen, die mit den Sammelrohren in die Markzylinder eindringen.

Den Mittelpunkt eines Läppchens bildet die bereits oben erwähnte Vena centralis. Um sie herum gruppieren sich die Mittelstücke, die etwa ein Drittel des Läppchenradius

einnehmen, während in den übrigen zwei Dritteln die Hauptstücke zu finden sind (Abb. 1,6). Zwischen mittlerem und äußerem Drittel, bei Huhn und Ente gelegentlich auch nur im mittleren Drittel, sind die Glomerula zu finden. Nach Messungen von W.v.MÖLLENDORF (1930) ist ihre Anzahl pro mm^3 (bei der Ente 250 bis 300) bedeutend größer als beim Säuger (beim Menschen 5 bis 6). Sie formieren sich kranzförmig und sind auf der den Markzylindern zugewandten Seite größer ausgebildet als in den übrigen Bereichen. Ihr mittlerer Durchmesser beträgt beim Huhn 50µm (D.JUNGE und G.MICHEL,1972), bei der Taube ungefähr 35µm (W.v.MÖLLENDORF,1930). Die Glomerula der Ente erscheinen etwas kleiner als die des Huhnes, die Bowmansche Kapsel besteht aus einem dünnen Plattenepithel, das dem Kapselepithel der Säugerniere entspricht. Im Inneren des Nierenkörperchens befindet sich ein bindegewebiges Gerüst, das besonders gut bei den nach MASSON-JERUSALEM gefärbten Schnitten sichtbar wird. Bei einigen Hühnernierenpräparaten ist der Bindegewebsanteil der Glomerula - vor allem in Marknähe - im Vergleich zu Ente und Taube vermehrt. Um diesen Bindegewebsstock legen sich die Kapillarschlingen. Bei der Ente dringen die Kapillaren auch in das Bindegewebe ein, das aufgelockerter als bei den beiden anderen Arten erscheint. Die Anzahl der Kapillarschlingen ist aber deutlich geringer als beim Säuger. Das Kapselepithel der Glomerula geht auf der entgegengesetzten Seite des Gefäßpols in das Epithel der Hauptstücke über. Bei einigen Präparaten der Taube konnte ich hier einen halsartigen Übergang, gebildet aus etwas verdicktem Plattenepithel, beobachten, ähnlich wie ihn W.v.MÖLLENDORF (1930) bei einigen Säugernieren und A.FELDOTTO (1929) für das Huhn beschreibt (Abb. 7). Ich konnte allerdings beim Huhn und auch bei der Ente dieses Halsstück nicht feststellen, was im Einklang mit den Beobachtungen von G.MICHEL und D.JUNGE (1972) steht. Das Hauptstück besitzt besonders in Marknähe einen kleineren Durchmesser als das Glomerulum. Es fällt auf, daß sein kubisches

(beim Huhn eher zylindrisches) Epithel bei Taube und Huhn stärker eosinophil ist als bei der Ente. Die großen Zellkerne sind unregelmäßig angeordnet und die Zellen besitzen apikal einen deutlichen Randsaum, an den sich der dichte Bürstensaum anschließt. Ausgehend vom Glomerulum zieht das Hauptstück zunächst peripher, biegt dann um und läuft geschlängelt auf die Vena centralis zu. Bei den Markharnkanälchen geht es nun über in die Henlesche Schleife und dringt zusammen mit den Sammelrohren in die Markzylinder ein. Diese enthalten außerdem noch Überleitungsstücke, die dicken Teile der Henleschen Schleife, Sammelrohre und die Vasa recta, die teilweise aus den efferenten Arteriolen der marknahen Glomerula und teilweise aus Bypassgefäßen, die aus interlobulären Arterien stammen, entspringen. Bei der Taubenniere findet man die von einem Kranz von Sammelrohren umgebenen dünnen Teile der Henleschen Schleifen im Zentrum des Markzylinders. Sie besitzen einen den Hauptstücken ähnlichen Durchmesser und ihre Zellen weisen die gleiche Anfärbung auf wie die Zellen der Hauptstückepithelien, so daß man auch von Hauptstücken sprechen könnte, die in die Markzylinder einstrahlen (Abb. 1). Beim Huhn sieht man diese einstrahlenden Hauptstücke vereinzelt im Anfangsteil der Markzylinder, bei der Ente fehlen sie ganz. Überhaupt scheinen die Märkzylinder der Ente tubulusärmer und bindegewebsreicher als bei Taube und Huhn. Dies wird besonders bei der Färbung nach MASSON-JERUSALEM sichtbar. Die Anzahl der Schleifen, Vasa recta und Sammelrohre ist gegenüber Hühnern und Tauben deutlich reduziert (Abb. 4). Die dünnen Teile der Schleifen gehen in die Überleitungsstücke über, die als unregelmäßig gestaltete Tubuli mit sehr flachem Epithel die Lücken zwischen den anderen Tubuli ausfüllen. Sie nehmen einen kleinen Raum innerhalb der Markzylinder ein und sind bei der Ente nur noch ganz vereinzelt zu finden. Hier sind die Zwischenräume weitgehend mit Bindegewebe ausgefüllt. Die an die Überleitungsstücke anschließenden dicken Schleifenteile nehmen den größten

Raum innerhalb des Marks ein. Sie bilden auch den Scheitel der Henleschen Schleifen (siehe A.FELDOTTO, 1929; F.GROEBBELS,1932; I.SPERBER,1960). Der dicke Schleifenabschnitt ist besonders bei der Taube am Rand der Markzylinder zu finden. Am apikalen Saum des kubischen Epithels ist ein spärlicher Bürstensaum angelegt, und man erkennt ein weites Lumen. Der Durchmesser des dicken Schleifenteiles ist ungefähr doppelt so groß wie der des dünnen Abschnittes (siehe Messungen von O.W.JOHNSON und J.N.MUGAAS, 1970). Diese dicken Schleifenabschnitte scheinen nach Form und Anfärbung den Mittelstücken zugehörig zu sein, zumal sie sich unmittelbar an diese anschließen. Der Durchmesser der Mittelstücke entspricht ungefähr dem der Hauptstücke.

Dort wo das Mittelstück das Glomerulum berührt, findet sich der juxtaglomeruläre Apparat, der nach Ergebnissen von M.OGAWA und H.SOKABE (1971) eine Zwischenstellung zwischen den typischen Macula-densa-Zellen und den normalen Zellen des distalen Konvoluts einnimmt.

Vom Zentrum zieht das Mittelstück in die Läppchenperipherie, um dann in das Sammelrohr einzumünden. Die Sammelrohre der Rindenharnkanälchen vereinigen sich in der Peripherie der Läppchen zu größeren Rindensammelrohren, bevor sie ins Mark eindringen. Die Sammelrohre der Markharnkanälchen dagegen ziehen direkt in die Markzylinder. Die Durchmesser der Rindensammelrohre scheinen bei der Ente kleiner, beim Huhn größer und bei der Taube ungefähr gleich groß wie die der Hauptstücke zu sein. Das Epithel ist in der Nähe der Rindenläppchen flacher, im Bezirk der Markzylinder jedoch hochprismatisch. Die regelmäßig angeordneten Zellkerne liegen basal. Im Lumen sind bei allen drei Arten oft Zellabschnürungen, ähnlich einer apokrinen Sekretion, zu erkennen (siehe CH.BERGER,1966). Innerhalb der Markzylinder vereinigen sich die Sammelrohre, um dann Primärverzweigungen zu bilden, die schließlich in den Ureter

einmünden. Das zweireihige Epithel der Primärverzweigungen und des Ureters ist bei der Taube, besonders im Ureterbereich, hochprismatisch. Vereinzelt lassen sich in das Lumen hineinragende Zellkuppen erkennen. Beim Huhn und bei der Ente ist das Epithel eher zylinderförmig gestaltet. Auffallend sind die Unterschiede in der Anfärbbarkeit des Epithels: während sich die apikalen Teile der Taube sehr schwach darstellen, sind diese Abschnitte bei den beiden anderen Vogelarten wesentlich stärker angefärbt, wobei die sehr gleichmäßige Färbung beim Huhn im Gegensatz zur Ente hervorzuheben ist. Das Epithel sitzt einer, beim Huhn besonders breit ausgebildeten, Tunica propria auf, an die sich eine innere Längs-und äußere Ringmuskelschicht anschließt.

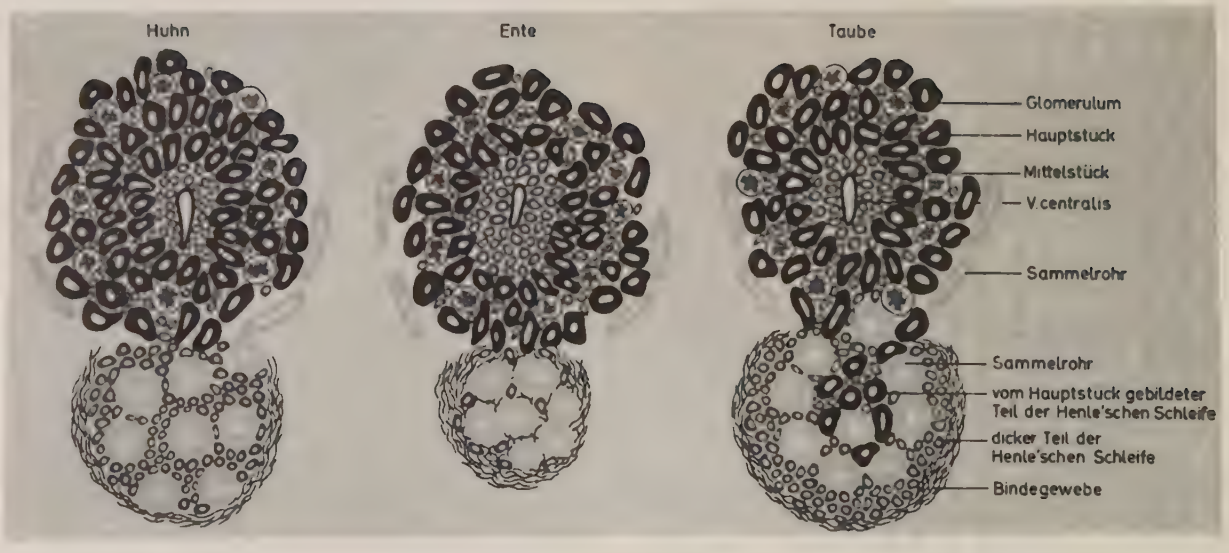


Abb.1: Schematische Darstellung der Rindenläppchen und Markzylinder bei Huhn, Ente und Taube.
Anmerkung: Der vom Hauptstück gebildete Teil der Henleschen Schleife entspricht dem dünnen Abschnitt derselben.

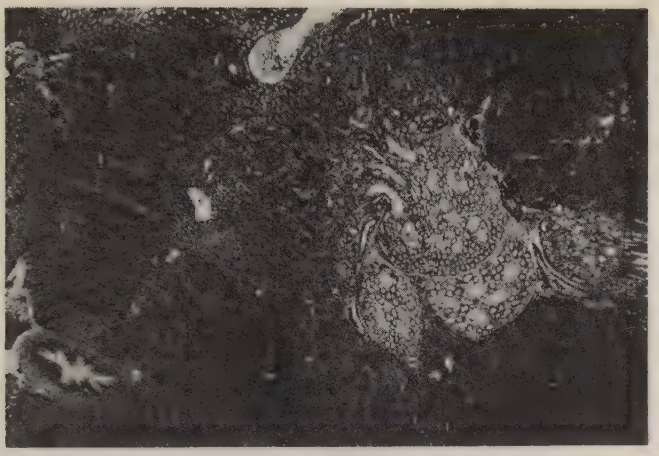


Abb.2: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme: Rindenläppchen, Markzylinder und Ureter. Fixierung mit Glutaraldehyd, HE. 45fache Vergrößerung

Abb.3: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder. Fixierung mit Glutaraldehyd, HE. 35fache Vergrößerung

Abb.4: Entenniere, Ausschnitt Markzylinder und Primärverzweigungen. Fixierung mit 4-proz. Formalin, HE. 90fache Vergrößerung

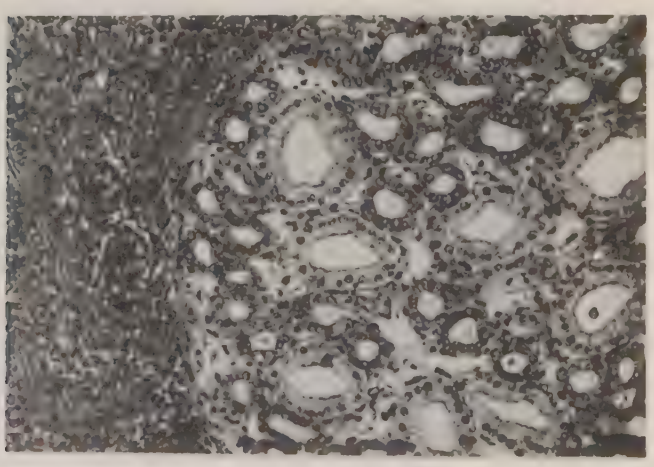


Abb.5: Hühnerniere, Ausschnitt Markzylinder: Sammelrohre, dicke Teile der Henleschen Schleifen und vereinzelt Überleitungsstücke. Fixierung mit Glutaraldehyd, MASSON-JERUSALEM. 285fache Vergrößerung

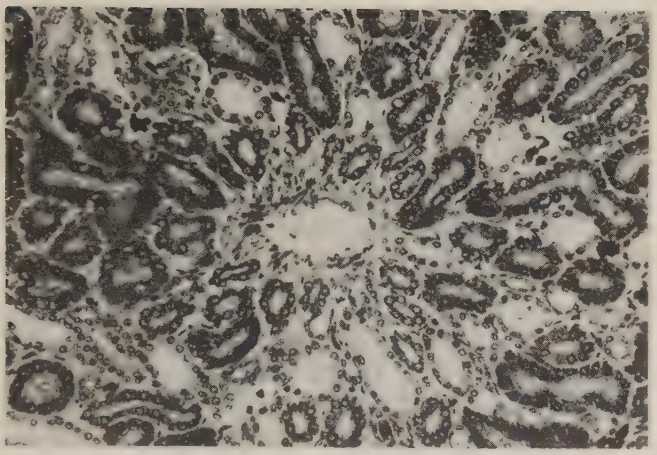


Abb.6: Taubenniere, Ausschnitt Rindenläppchen: Vena centralis mit Mittelstücken (hell angefärbtes Epithel mit weitem Lumen) und Hauptstücken (dunkel angefärbtes Epithel mit Bürstensaum). Fixierung mit Glutaraldehyd, MASSON-JERUSALEM. 285fache Vergrößerung

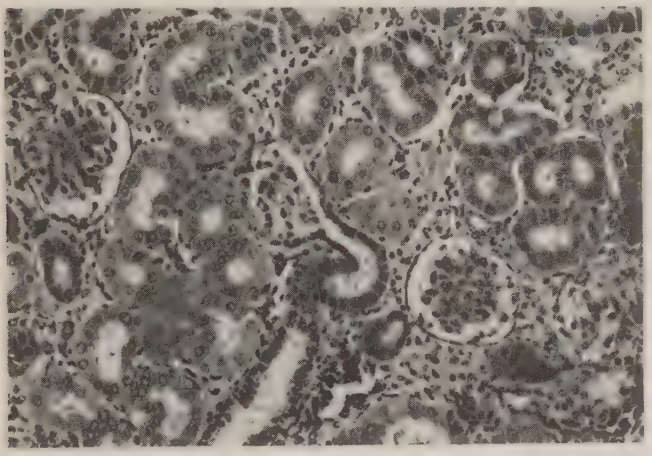
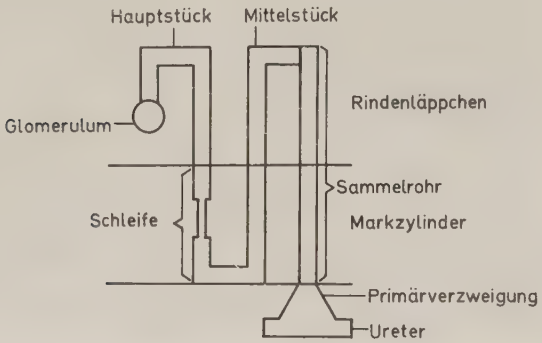
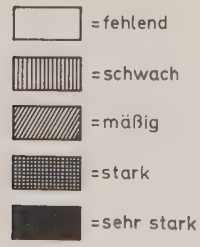


Abb.7: Taubenniere, Ausschnitt Rindenläppchen: Glomerula, Hauptstücke und ein Sammelrohr, in der Mitte ein Glomerulum mit halsartigem Übergang in ein Hauptstück. Fixierung mit Glutaraldehyd, HE. 560fache Vergrößerung

Aufgrund der histologischen Ergebnisse erhält man das folgende schematische Bild der Vogelniere:



Die histochemischen Aktivitäten werden durch folgende Intensitätsgrade dargestellt:



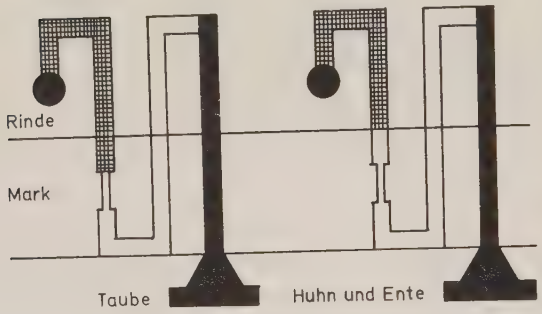
3.2. Histochemische Befunde

3.2.1. Neutrale Mucopolysaccharide

Zum Nachweis der neutralen Mucopolysaccharide dient die Periodsäure-Schiff-Reaktion (PAS-Reaktion). Hierbei fungiert Periodsäure als Oxidans, indem sie 1,2-Glykole zu zwei Aldehydgruppen oxidiert, die anschließend durch Reaktion mit fuchsinschwefliger Säure (Schiffsches Reagens) einen roten bis purpurroten Farblack ergeben.

Die Reaktion ist bei den drei Vogelarten weitgehend gleich. Die stark positiv reagierenden Bindegewebsfasern, Endothelien, Gefäßwände (besonders die Adventitia) und Basalmembranen zeigen eine intensiv purpurrote Färbung. Da diese Strukturen die Hauptelemente der Glomerula darstellen, treten die Nierenkörperchen besonders stark in den Vordergrund (Abb. 8, siehe D.JUNGE,1971). Einen starken Gehalt an neutralen Mucopolysacchariden läßt auch der Bürstensaum der Hauptstücke erkennen (Abb. 8,9), die bei der Taube weit in die Markzylinder hineinstrahlen. Die Zellen der Sammelrohre weisen apikal eine sehr starke, feingranulierte Färbung auf, die von den perilobulären Sammelrohren bis zu den Primärverzweigungen und zu dem Ureter hin an Intensität zunimmt (Abb. 10,11). Im Lumen sind vereinzelt Sekretabschnürungen sichtbar (Abb. 11). Im Bereich des Ureters und seiner Primärverzweigungen sind jedoch Unterschiede feststellbar.

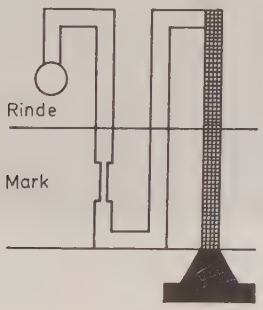
So finden sich bei Tauben-und Hühnerniere die Mucopolysaccharide klar abgegrenzt nur im oberen Drittel des Epithels, während sich bei der Entenniere auch im basalen Teil eine Rotfärbung feststellen läßt (zum Vgl. D.JUNGE und G.MICHEL, 1972). Alle anderen nephrogenen Strukturen sind PAS-negativ.



3.2.2. Saure Mucopolysaccharide

Da alle sauren Mucopolysaccharide durch Sulfatestergruppen oder Carboxylgruppen von Uronsäuren oder durch beide Gruppen negativ geladen sind, binden sie positiv geladene Farbstoffe, wie z.B. Alcianblau (J.CHAYEN, L.BITENSKY und R.G.BUTCHER,1975). Sie stellen sich dadurch blaugefärbt im Präparat dar.

Bei allen drei Vogelarten fällt schon im Übersichtsbild die Blaufärbung im Bereich der Sammelrohre, der Primärverzweigungen und des Ureters auf. Am apikalen Rand des Epithels findet sich eine feine Granulierung. Vereinzelt sind wie bei der PAS-Reaktion Sekretabschnürungen im Lumen zu erkennen. Der Intensitätsgrad der Reaktion nimmt von stark im Bereich der Sammelrohre bis sehr stark im Bereich des Ureters zu. In den Zellen der Mittelstücke ist teilweise eine diffuse Hellblaufärbung feststellbar, was besonders bei den mit Glutaraldehyd fixierten Präparaten deutlich wird. Auch hier kann man, wie schon bei der PAS-Reaktion, eine Konzentrierung der Mucopolysaccharide im oberen Drittel des Epithels bei Tauben-und Hühnerniere feststellen. Bei der Ente finden sich auch noch vereinzelt im basalen Teil des Epithels blaue "Sekrettropfen".



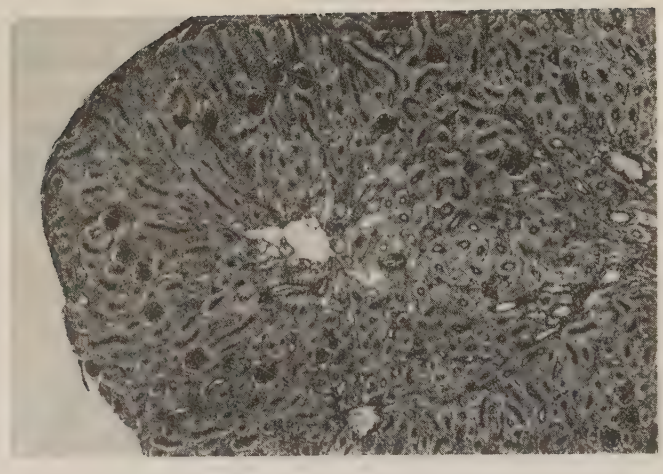


Abb.8: Taubenniere, Ausschnitt Rindenläppchen: Anfärbung der Glomerula und Hauptstücke, besonders des Bürstensaums. Nachweis der neutralen Mucopolysaccharide, Fixierung mit Glutaraldehyd. 90fache Vergrößerung

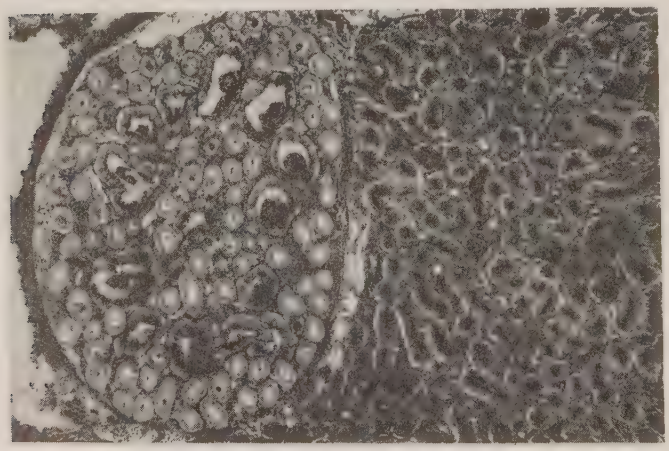


Abb.9: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder: Anfärbung der Sammelrohre. Nachweis der neutralen und sauren Mucopolysaccharide, Fixierung mit Glutaraldehyd. 140fache Vergrößerung

Abb.10: Hühnerniere, Ausschnitt Ureter. Nachweis der neutralen und sauren Mucopolysaccharide, Fixierung mit Glutaraldehyd. 90fache Vergrößerung

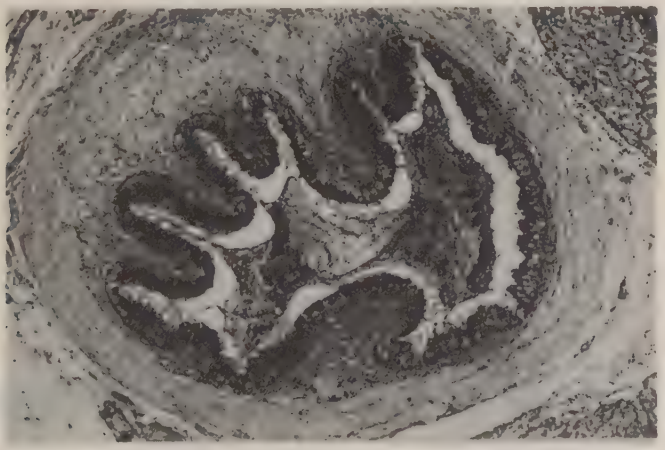


Abb.11: Entenniere, Ausschnitt Ureter: im Lumen Sekretabschnürungen und im Epithel Sekrettropfen sichtbar. Nachweis der neutralen und sauren Mucopolysaccharide, Fixierung mit Glutaraldehyd. 110fache Vergrößerung

3.2.3. Lipide

Wegen seiner intensiven Farbe und der hohen Affinität für alle Lipidarten wird Sudan-Schwarz-B zur histochemischen Identifizierung von Lipiden herangezogen (J.CHAYEN, L.BITENSKY und R.G.BUTCHER,1975). Alle freien Lipide, außer den Steroiden, erscheinen grau bis blauschwarz gefärbt.

Die Färbung fällt bei allen drei Vogelarten weitgehend gleich aus. Den dunkelsten Niederschlag zeigt das Cytoplasma der Hauptstücke, die bei den Tauben weit in die Markzylinder einstrahlen. Nur die Zellkerne sind als helle Flecken ausgespart. Die Mittelstücke lassen eine schwache Anfärbung erkennen, ebenso die Schleifen im Markzylinder. Nur bei den Enten ist der Niederschlag in den Mittelstükken mäßig. Das Epithel der Sammelrohre zeigt kaum Lipidgehalt, lediglich einige Zellen mit fettreichen Kuppen (Abb. 13). Bei den Tauben fällt am basalen Zellrand ein feingranulärer, schwarzer Niederschlag auf. Alle anderen nephrogenen Strukturen lassen keinen Lipidgehalt erkennen. Die Intima der Arterien zeigt eine schwache Anfärbung.

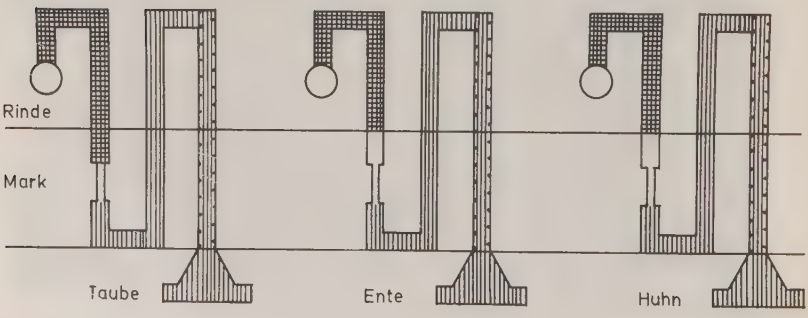


Abb.12: Taubenniere, Übersichtsaufnahme. Nachweis der Lipide. 55fache Vergrößerung

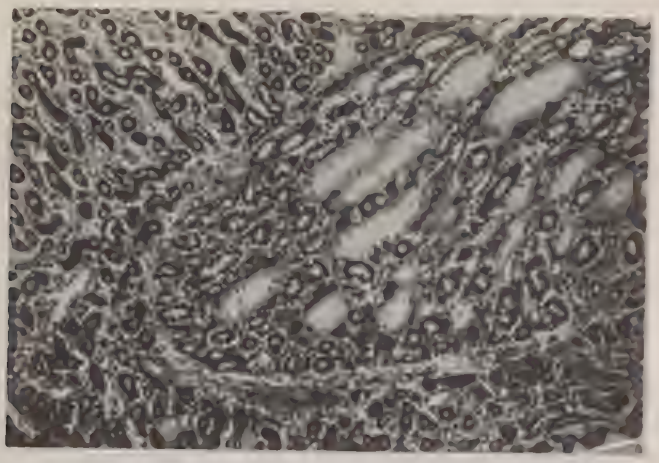
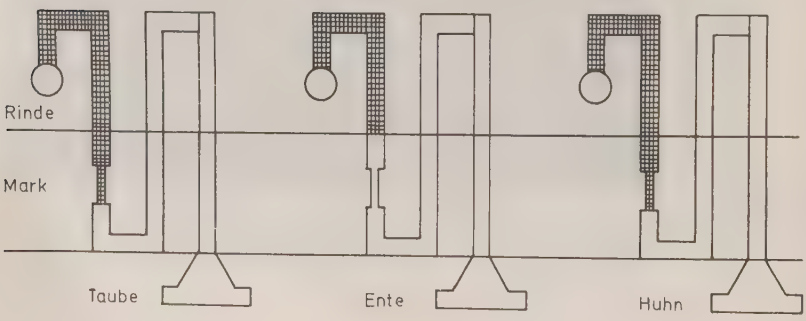


Abb.13: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder: Anfärbung der Henleschen Schleifen und der Sammelrohre mit fettreichen Kuppen. Nachweis der Lipide. 110fache Vergrößerung

3.2.4. Alkalische Phosphatase

Die alkalische Phosphatase ist ein Enzym, das Phosphorsäuremonoester optimal bei alkalischem pH spaltet. Die als Calciumsalz freigesetzte Orthophosphorsäure wird in unlösliches Kobaltphosphat überführt, das bei Einwirkung von Ammoniumsulfid einen schwarzen Niederschlag ergibt (Methode nach G.GOMORI,1939).

Der Nachweis der alkalischen Phosphatase fällt bei allen drei Vogelarten weitgehend gleich aus. Die Übersichtsvergrößerung zeigt eine starke Enzymaktivität in den äußeren zwei Dritteln der Rindenläppchen und meistens keine Aktivität in den Markzylindern (Abb. 14,15; vgl. CH.BERGER, 1966). Im Bereich der Rindenläppchen zeichnen sich die Hauptstücke durch einen starken Gehalt an alkalischer Phosphatase aus. Die Niederschläge befinden sich apikal und füllen häufig das ganze Lumen aus. Die Glomerula, die Mittelstücke und die Sammelrohre lassen keinerlei Enzymaktivität erkennen. Nur im Anfangsteil der Markzylinder zeigen sich bei Hühner-und Taubennieren einstrahlende Hauptstücke mit starkem Niederschlag (Abb. 15). Bei den Entennieren erscheinen die Markzylinder vollständig niederschlagsfrei.



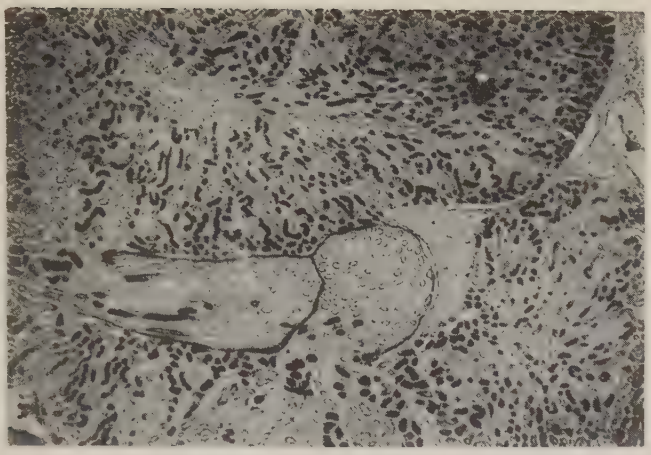


Abb.14: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme: Enzymaktivität in den Hauptstücken und den dünnen Teilen der Henleschen Schleifen (einstrahlende Hauptstücke). Histochemischer Nachweis der alkalischen Phosphatase. 45fache Vergrößerung

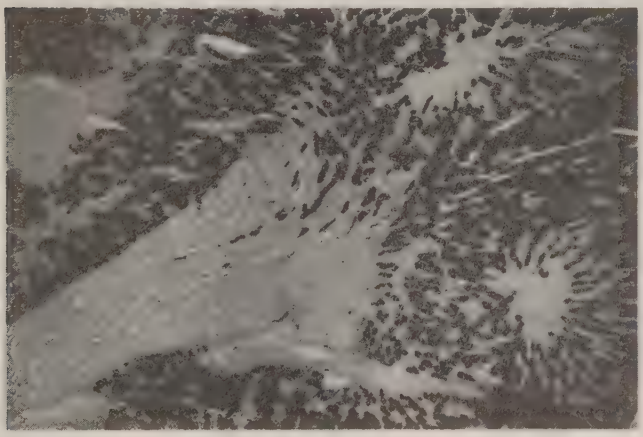
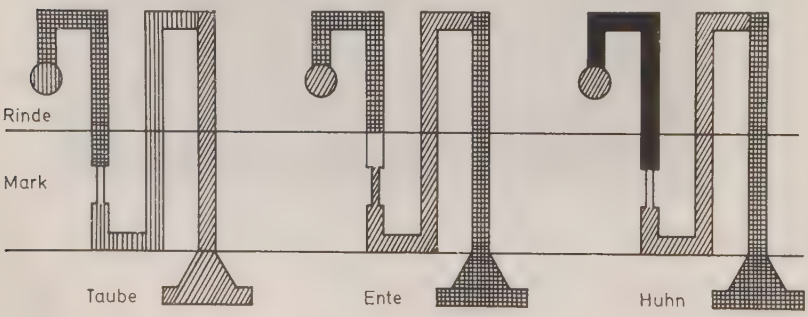


Abb.15: Taubenniere, Übersichtsaufnahme: Enzymaktivität in den Hauptstücken und den dünnen Teilen der Henleschen Schleifen (einstrahlende Hauptstücke). Histochemischer Nachweis der alkalischen Phosphatase. 35fache Vergrößerung

3.2.5. Saure Phosphatase

Die saure Phosphatase wird mit Hilfe eines Azofarbstoffes aus Pararosanilin und α-Naphtholphosphat nachgewiesen, indem sie bei pH 6,5 die Hydrolyse des Phosphatrestes bewirkt und somit einen rotbraunen Niederschlag der freien Azoverbindung erzeugt.

Schon in der Übersichtsvergrößerung scheint die Reaktion bei der Hühnerniere am stärksten und bei der Taubenniere am schwächsten ausgefallen zu sein. Im Rindenläppchenbereich zeigen die Hauptstücke die stärkste Fermentaktivität. Die Färbung ist besonders am apikalen Rande der Hauptstückzellen feingranulär. Die Mittelstücke, wie auch das glomeruläre Bindegewebe und die Glomerulumkapsel, weisen eine schwache Aktivität bei der Taube und eine mäßige Aktivität bei Ente und Huhn auf. Die saure Phosphatase ist hier diffus über das ganze Cytoplasma verteilt, nur vereinzelt stellt sie sich feingranulär dar. Ebenso fällt die Reaktion in den Schleifen der Markzylinder aus. Daneben finden sich bei Taube und Huhn im Anfangsteil der Markzylinder einstrahlende Hauptstücke mit intensiv rotem Niederschlag (Abb. 16,17). Die Sammelrohre, wie auch die Primärverzweigungen und die Ureterepithelien, zeigen bei der Taube eine mäßige, bei Ente und Huhn eine starke Fermentaktivität (Abb. 17,18,19). In den Kernen und den Gefäßwänden ist keine Aktivität feststellbar.



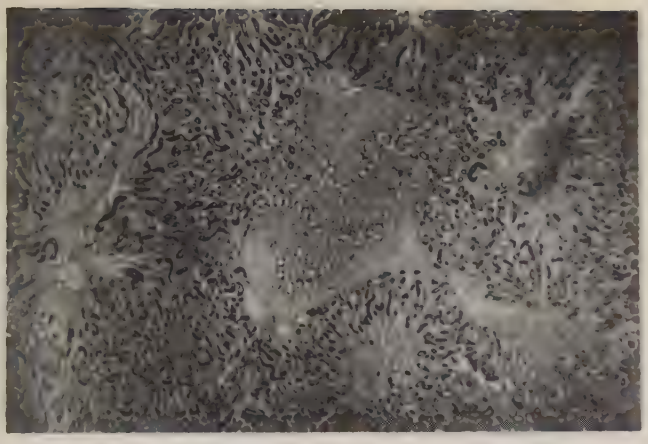


Abb.16: Taubenniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der sauren Phosphatase. 35fache Vergrößerung

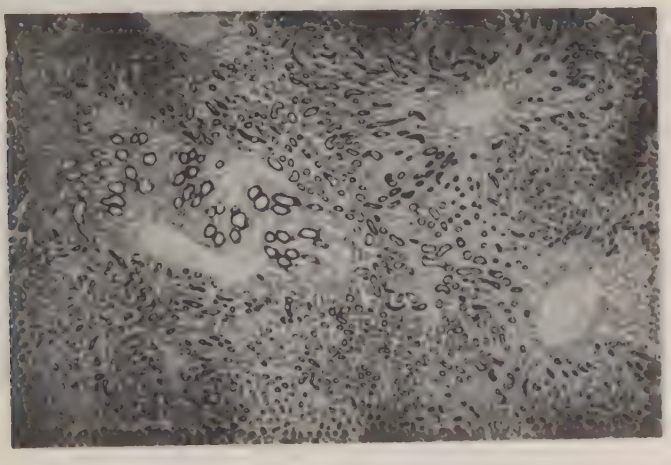


Abb.17: Entenniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der sauren Phosphatase. 45fache Vergrößerung

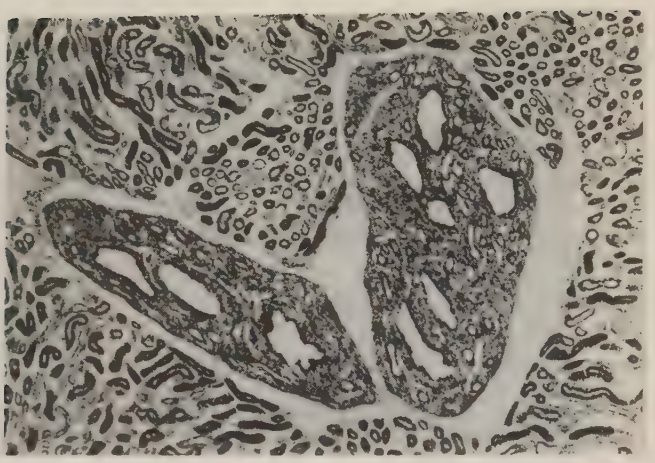


Abb.18: Hühnerniere, Ausschnitt Markzylinder. Histochemischer Nachweis der sauren Phosphatase. 90fache Vergrößerung

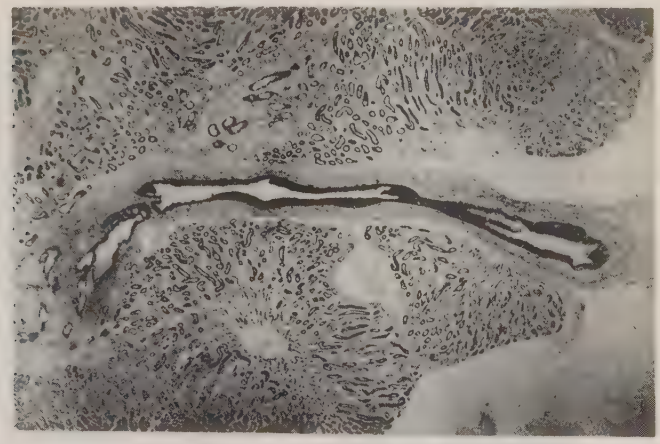


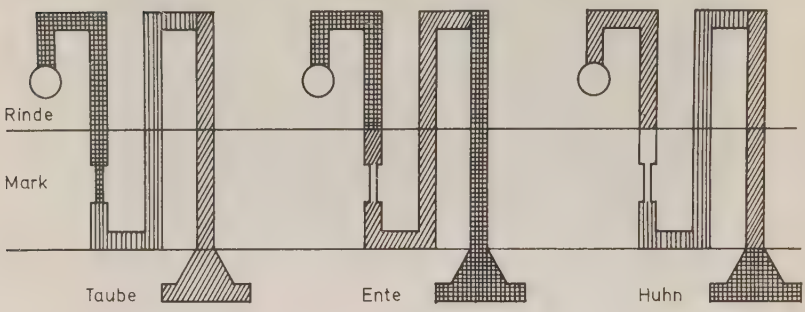
Abb.19: Entenniere, Ausschnitt Uretersproß. Histochemischer Nachweis der sauren Phosphatase. 55fache Vergrößerung

3.2.6. Adenosintriphosphatase

Die in die Klasse der Pyrophosphatasen gehörenden Adenosintriphosphatasen (ATPasen) besitzen die Fähigkeit zur Abspaltung endständiger Orthophosphatgruppen aus Adenosintriphosphat oder Inosintriphosphat. Die aus Mitochondrien stammende ATPase wird erst nach einer Schädigung der Organellen durch mechanische Kräfte, Calciumionen sowie hyper- oder hypotonische Lösungen nachweisbar. Nach der Methode von H.A.PADYKULA und E.HERMAN (1955) wird die ATPase durch Calciumionen aktiviert. Das entstehende Calciumphosphat wird mit Kobaltnitrat und Ammoniumsulfid in ein schwarzbraunes Präzipitat von Kobaltsulfid umgewandelt, das im Präparat den Ort der Enzymaktivität markiert.

Bei allen drei Vogelspezies ist die starke Fermentaktivität in den Hauptstücken auffallend (siehe M.ROBINSON und C.GOPINATH,1974). Der Niederschlag befindet sich apikal und füllt meistens sogar die Lumina aus (Abb. 23). Die Glomerula sind niederschlagsfrei. Die Mittelstücke um die Vena centralis zeigen bei Tauben und Hühnern eine schwache Reaktion, bei den Enten fällt sie mäßig aus. Ebenso ist in den dicken Schleifenteilen des Markzylinders bei Taube und Huhn ein schwacher, diffus über die Zelle verteilter Niederschlag festzustellen, bei der Ente ist er mäßig. Die bei den Taubennieren in die Markzylinder einstrahlenden Hauptstücke und die Überleitungsstücke weisen ebenso wie die Hauptstücke in den Rindenläppchen einen starken Niederschlag auf. Bei Tauben und Hühnern ist eine mäßige Aktivität in den Sammelrohren mit einem apikalen, feingranulären Niederschlag feststellbar. Bei der Ente ist dieser Niederschlag stark, über das ganze Cytoplasma verteilt und apikal etwas vermehrt (Abb. 20).

Huhn und Ente zeigen eine starke, die Taube eine mäßige Schwärzung des Ureterepithels. Die Gefäße weisen im Bereich der Intima geringe Spuren einer ATPase-Aktivität auf.



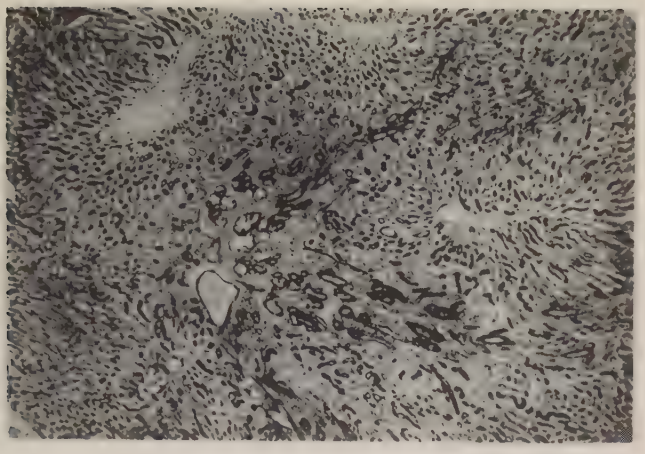


Abb.20: Entenniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der Adenosintriphosphatase. 35fache Vergrößerung

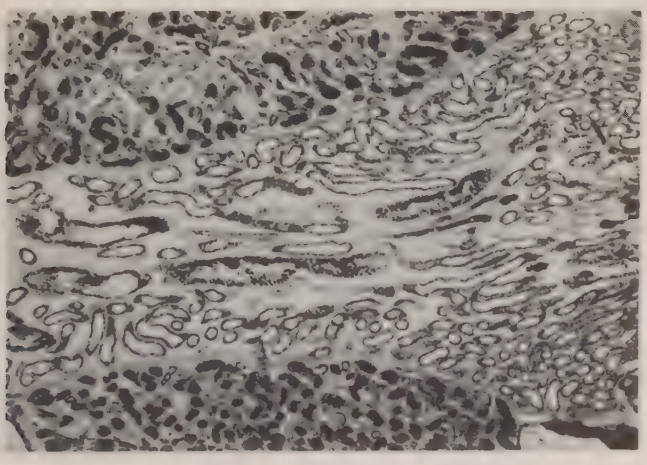


Abb.21: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder: Enzymaktivität in den Schleifen und Sammelrohren. Histochemischer Nachweis der Adenosintriphosphatase. 90fache Vergrößerung

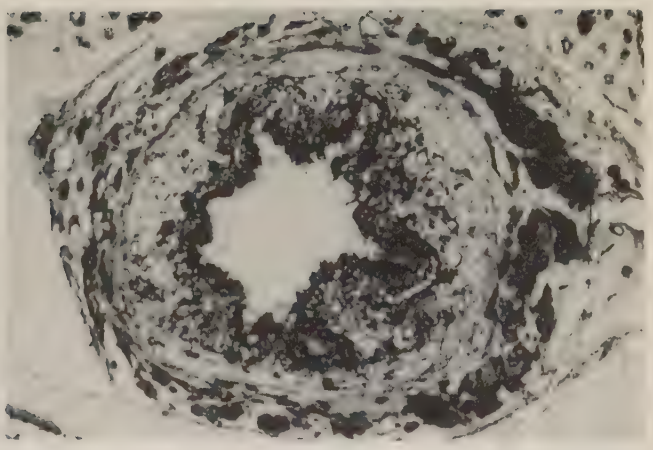


Abb.22: Hühnerniere, Ausschnitt Ureter. Histochemischer Nachweis der Adenosintriphosphatase. 140fache Vergrößerung

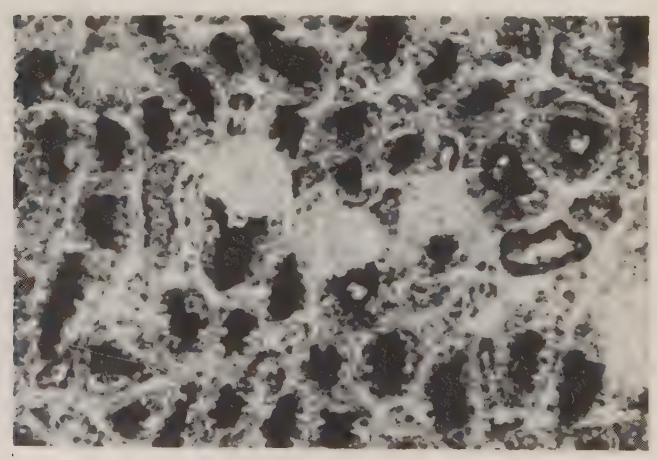


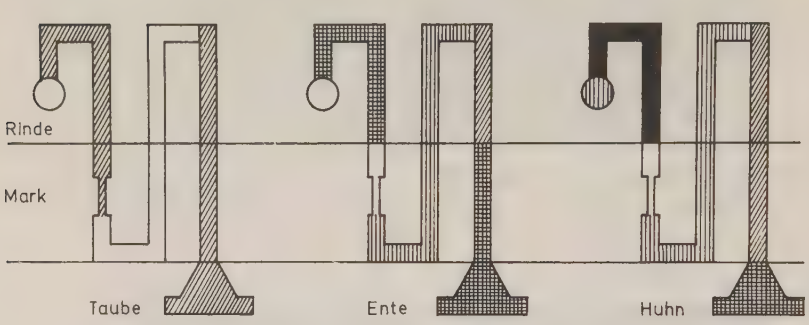
Abb.23: Taubenniere, Ausschnitt Rindenläppchen: Enzymaktivität in den Hauptstücken, keine Aktivität in den Glomerula. Histochemischer Nachweis der Adenosintriphosphatase. 360fache Vergrößerung

3.2.7. ß-D-Glucuronidase

Das Enzym hydrolisiert ß-D-Glucuron-und ß-D-Galactosiduronsäuren. Nach M.HAYASHI et al. (1964) wird als Substrat Naphthol-AS-BI-glucuronid in Anwesenheit von Hexazoniumpararosanilin verwendet. Bei der simultanen Kupplungsreaktion fängt das Hexazoniumpararosanilin als Kuppler das Naphthol-AS-BI sofort nach seiner Abspaltung aus dem Glucuronid ab. Die Enzymaktivität wird durch eine rote Färbung sichtbar.

Wie aus dem Übersichtsbild hervorgeht, findet sich der größte Enzymgehalt in den äußeren zwei Dritteln des Rindenläppchens, also im Bereich der Hauptstücke, und innerhalb des Markzylinders in den Sammelrohren. Die Intensität der Färbung nimmt in den Hauptstücken von den Tauben bis zu den Hühnern hin zu (Abb. 24,25). Bei der Taube findet man eine mäßige Enzymaktivität in den Hauptstücken, Sammelrohren, Primärverzweigungen und im Ureter. In den Hauptstücken erkennt man apikal eine feingranuläre, in den Sammelrohren eine diffuse Verteilung des Enzyms. Die in die Markzylinder einstrahlenden Hauptstücke und die vereinzelt erkennbaren Überleitungsstücke zeigen ebenfalls eine mäßige Reaktion. Die Mittelstücke und die übrigen Teile der Schleifen weisen keine Aktivität auf. Nur in der Intima der Gefäße ist eine schwache Anfärbung feststellbar. Bei den Enten ist die Verteilung der Aktivität ähnlich. Die Reaktion fällt hier in den Hauptstücken, Markzylindersammelrohren, Primärverzweigungen und im Ureter stark aus. Bei den in der Läppchenperipherie gelegenen Sammelrohren ist die Aktivität weniger stark. Die Mittelstücke, die ein sehr enges Lumen zeigen, wie auch die dicken Teile der Schleifen, lassen eine schwache, diffuse Rotfärbung erkennen. Bei den Hühnern schließlich ist in den Hauptstükken ein sehr starker Enzymgehalt zu finden. Das Cytoplasma ist homogen rot gefärbt, nur die Zellkerne sind als helle

Flecken ausgespart. Das Plasma der Mittelstücke und der dicken Teile der Schleifen, sowie das glomeruläre Bindegewebe färben sich schwach an. Im Vergleich zum Ureter, der im Epithelsaum einen sehr starken Gehalt an ß-D-Glucuronidase erkennen läßt, ist die Enzymaktivität in den Sammelrohren mäßig.



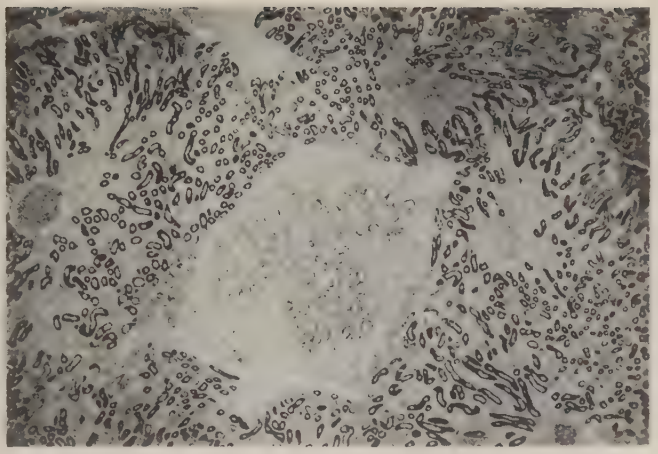


Abb.24: Taubenniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der ß-D-Glucuronidase. 35fache Vergrößerung

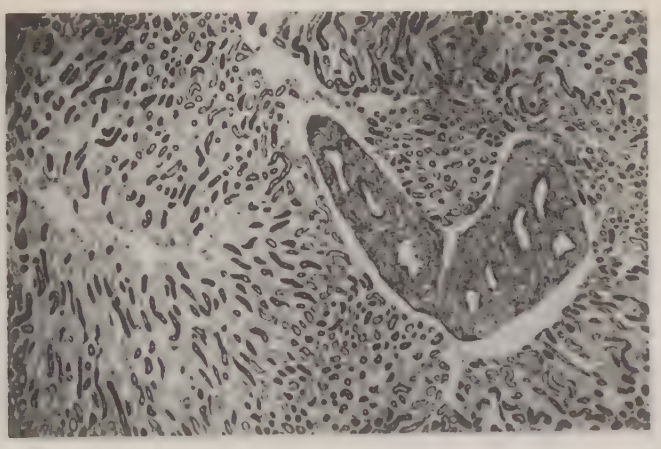


Abb.25: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der ß-D-Glucuronidase. 55fache Vergrößerung

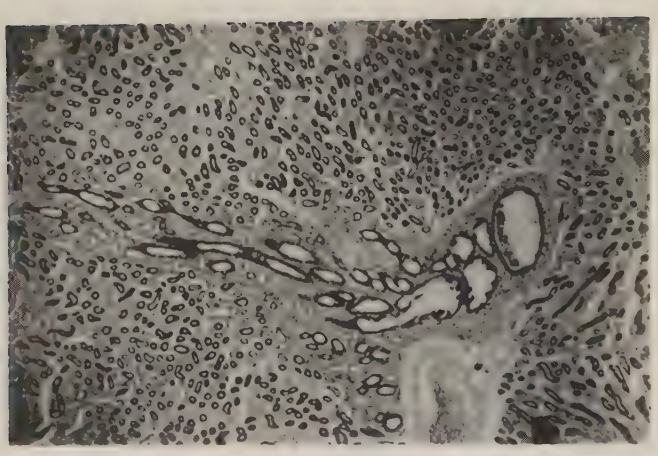


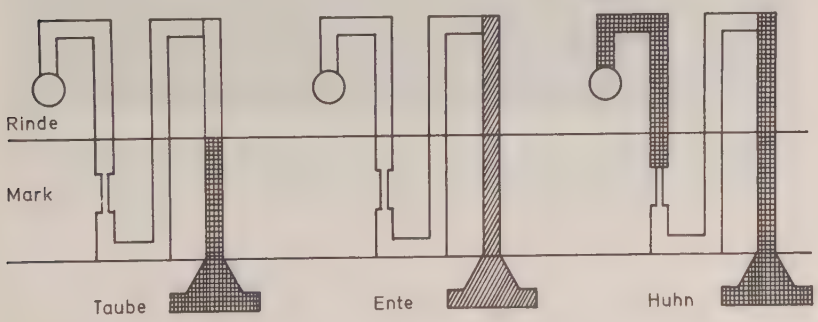
Abb.26: Entenniere, Ausschnitt Markzylinder und Primärverzweigungen. Histochemischer Nachweis der ß-D-Glucuronidase. 55fache Vergrößerung

Abb.27: Hühnerniere, Ausschnitt Markzylinder und Uretersproß. Histochemischer Nachweis der ß-D-Glucuronidase. 35fache Vergrößerung

3.2.8. ß-D-Galactosidase

Dieses Enzym kommt im allgemeinen gemeinsam mit der ß-D-Glucosidase vor und hydrolisiert verschiedene ß-Galactoside. Bei der Methode nach Z.LOJDA (1970) dient 5-Brom-4-chlor-3-indolyl-ß-D-galactosid als Substrat, das mit einer Mischung von Kaliumhexacyanoferrat-(II) und -(III) zu einem blaugrünen Farbstoff oxidiert wird.

Bereits in der Übersicht sind sehr deutliche Unterschiede zwischen den drei Vogelarten festzustellen. Bei der Taube fällt der starke feingranuläre Niederschlag im Sammelrohrepithel auf, der oft das ganze Lumen ausfüllt (Abb. 28). Eine ebenso starke Aktivität besitzt der Ureter mit samt seinen Primärverzweigungen. Alle anderen nephrogenen Strukturen sind galaktosefrei. Ähnlich verhält es sich auch bei den Entennieren. Allerdings zeigen hier schon die in der Läppchenperipherie gelegenen Sammelrohre eine blaugrüne Färbung, die bis zu den Primärverzweigungen hin noch etwas an Intensität zunimmt (Abb. 29). Bei den Hühnern schließlich lassen auch die Hauptstücke im Bereich des Rindenläppchens einen starken Gehalt an ß-D-Galactosidase erkennen (Abb. 31). Ebenso wie bei Taube und Ente findet man eine starke Reaktion in den Sammelrohren und in den Primärverzweigungen des Ureters sowie im Ureter selbst. Im Anfangsteil der Markzylinder werden einstrahlende Hauptstücke sichtbar und vereinzelt auch Überleitungsstücke (Abb. 30). In allen weiteren Strukturen ist keine Enzymaktivität erkennbar.



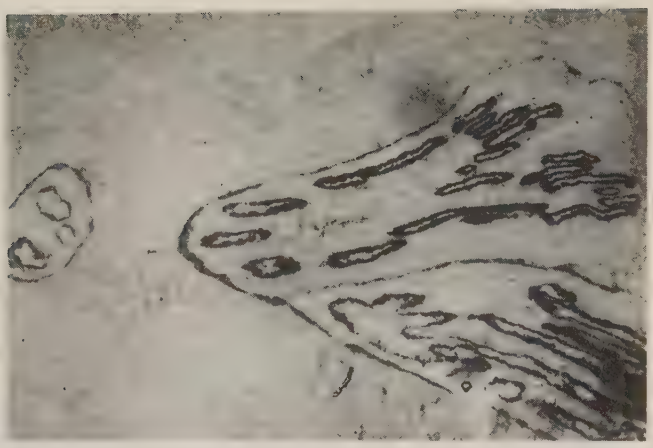


Abb.28: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder und Primärverzweigungen: Enzymaktivität in den Sammelrohren und Primärverzweigungen. Histochemischer Nachweis der ß-D-Galactosidase. 45fache Vergrößerung

Abb.29: Entenniere, Übersichtsaufnahme: Enzymaktivität in den Sammelrohren der Rindenläppchenperipherie und des Markzylinders. Histochemischer Nachweis der ß-D-Galactosidase. 35fache Vergrößerung

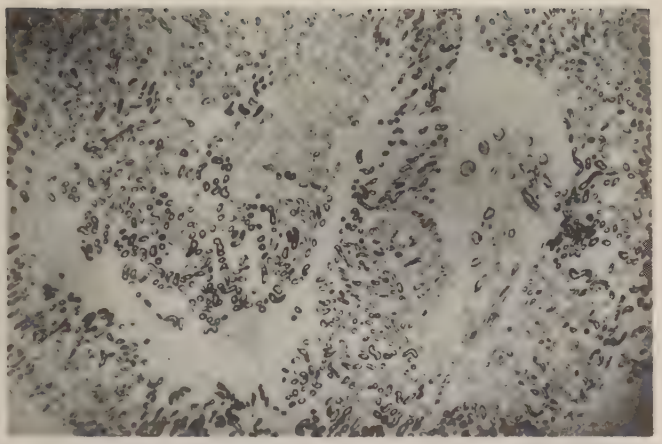


Abb.30: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme: Enzymaktivität in den Hauptstücken und Sammelrohren. Histochemischer Nachweis der ß-D-Galactosidase. 35fache Vergrößerung

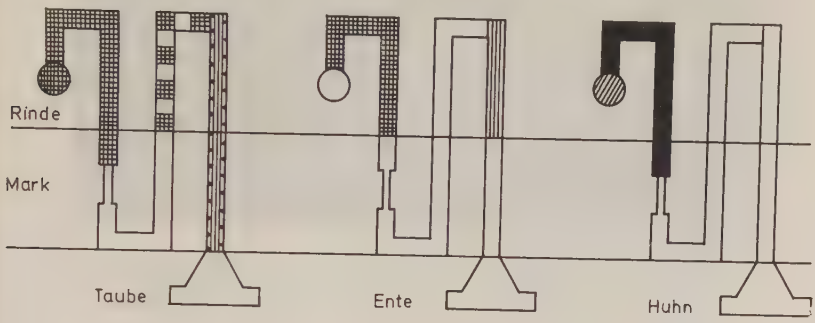
Abb.31: Hühnerniere, Ausschnitt Rindenläppchen: Enzymaktivität in den Hauptstücken und den läppchenperipheren Sammelrohren. 35fache Vergrößerung

3.2.9. Esterasen

Esterasen hydrolysieren die Carbonsäureester von Alkoholen, Phenolen und Naphtholen (T.BARKA und P.J.ANDERSON,1965). S.J.HOLT und R.F.J.WITHERS (1958) empfehlen 5-Brom-4-chlor-indoxylacetat als Esterasesubstrat. Die cytoplasmatische, in Lysosomen lokalisierte Esterase setzt die Indoxylgruppe frei, die mit einer Mischung von Kaliumhexacyanoferrat-(II) und -(III) zu Indigo oxidiert wird. Dieses zeigt den Ort der Enzymaktivität an.

Bei der Taubenniere ist die Enzymaktivität in den Hauptstücken am ausgeprägtesten. Die starke Färbung ist gleichmäßig über die Zelle verteilt, nur die Zellkerne sind als helle Flecken ausgespart. Der Bürstensaum sowie das Bindegewebe der Glomerula zeigen ebenfalls eine starke blaugrüne Färbung. Bei den zentral in den Rindenläppchen gelegenen Mittelstücken haben einzelne Zellen mit der gleichen Intensität wie die der Hauptstücke reagiert, andere Zellen sind esterasefrei (Abb. 34). Von den Rindenläppchen aus strahlen Hauptstücke in die Markzylinder ein. Die übrigen Abschnitte der Schleife sind frei von Niederschlag. In den Sammelrohren ist eine schwache Fermentaktivität feststellbar. Einige Zellen der Sammelrohre ragen mit besonders fermentreichen Kuppen in das Lumen vor (Abb. 37). Die Primärverzweigungen und die Ureter weisen vereinzelt in den basalen Abschnitten des Epithels eine stärkere Grünfärbung auf. Die Entennieren unterscheiden sich schon im Übersichtsbild von den Taubennieren: Im inneren Drittel der Rindenläppchen und in den Markzylindern ist keine Esteraseaktivität feststellbar (Abb. 32). Auch das glomeruläre Bindegewebe ist nicht angefärbt. Nur in den Sammelrohren, die sich in der Läppchenperipherie befinden, läßt sich noch eine schwache Reaktion erkennen. Die Hühnernieren schließlich zeigen eine sehr starke Färbung der Hauptstücke, die auch hier in die Markzylinder einstrahlen.

Das Bindegewebe der Glomerula erscheint mäßig grün gefärbt. Alle anderen nephrogenen Strukturen zeigen keinen Esterasegehalt. Die basalen Abschnitte des Ureterepithels weisen eine starke Enzymaktivität auf.



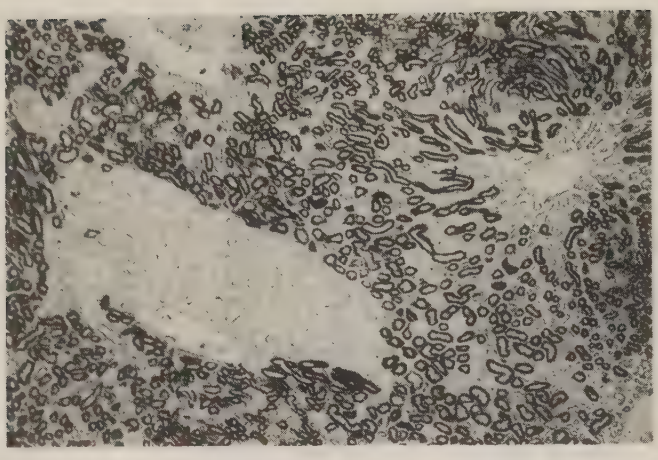


Abb.32: Entenniere, Übersichtsaufnahme: Enzymaktivität in den Hauptstücken und in den rindenläppchenperipher gelegenen Sammelrohren. Histochemischer Nachweis der Esterase. 35fache Vergrößerung

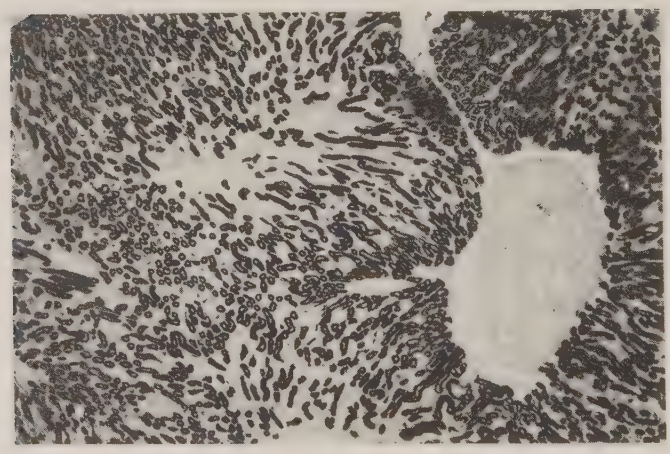


Abb.33: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme: Enzymaktivität in den Glomerula und Hauptstücken. Histochemischer Nachweis der Esterase. 45fache Vergrößerung

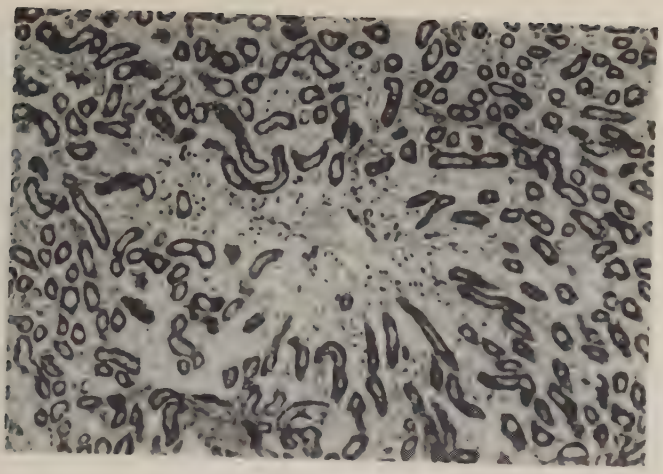


Abb.34: Taubenniere, Ausschnitt Rindenläppchen: Enzymaktivität in den Glomerula, Hauptstücken und einzelnen Zellen der Mittelstücke. Histochemischer Nachweis der Esterase. 115fache Vergrößerung

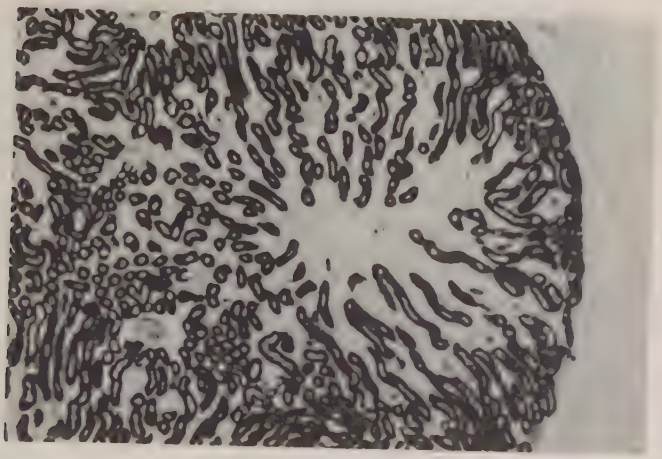


Abb.35: Hühnerniere, Ausschnitt Rindenläppchen: Enzymaktivität in den Glomerula und Hauptstücken. Histochemischer Nachweis der Esterase. 90fache Vergrößerung

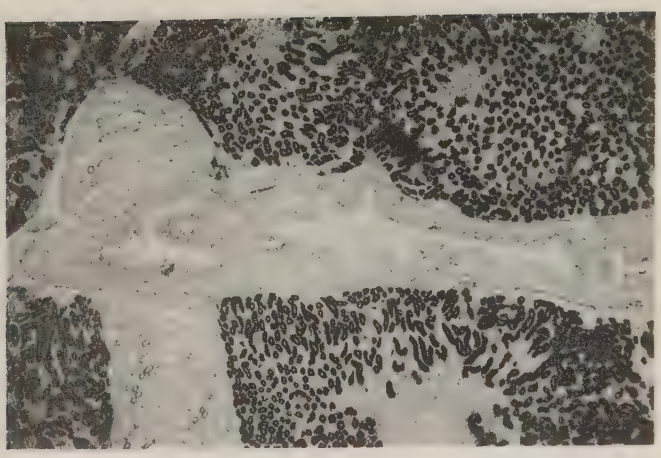


Abb.36: Hühnerniere, Ausschnitt Uretersproß und Markzylinder: Enzymaktivität in den Hauptstücken. Histochemischer Nachweis der Esterase. 90fache Vergrößerung

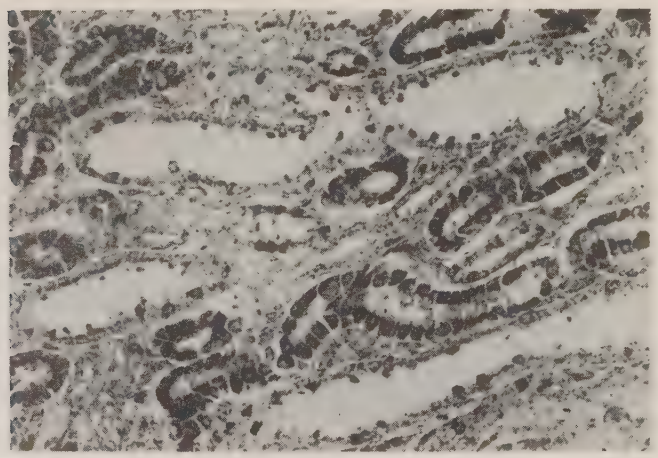


Abb.37: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder: Enzymaktivität in den einstrahlenden Hauptstücken und den Sammelrohren mit fermentreichen Kuppen. Histochemischer Nachweis der Esterase. 225fache Vergrößerung

3.2.10. Leucinaminopeptidase

Die Aminopeptidasen, die zu den Exopeptidasen gehören, spalten selektiv von einer Peptidkette den aminoendständigen Baustein ab. Nach der Methode von M.M.NACHLAS et al. (1957) wird Leucin-ß-naphthylamid zur histochemischen Untersuchung der Aminopeptidaseaktivität angewandt. Das Enzym setzt Naphthylamin frei, das mit einem Diazoniumsalz (Fast Blue B) abgefangen wird, so daß ein unlöslicher Azofarbstoff entsteht. Im Bereich der Enzymaktivität findet man so eine Purpurfärbung, die aber recht bald verblaßt.

In der Übersicht fällt bei allen drei Vogelarten die starke Reaktion in den äußeren zwei Dritteln der Rindenläppchen und die meistens fehlende Aktivität im Bereich der Markzylinder auf (Abb. 38,39). In den Hauptstücken finden sich apikal verstärkt feine Granula, die häufig die Lumina ausfüllen (Abb. 41). Die Zellkerne innerhalb des hellroten Cytoplasmas, insbesondere die Kernmembran, weisen eine intensive Purpurfärbung auf. Dieses wird bei den Tauben- und Entennieren deutlicher als bei den Hühnernieren. In den Anfangsteilen der Markzylinder von Taube und Huhn findet man wieder einstrahlende Hauptstücke (Abb. 39,40). Nur vereinzelt haben bei den Tauben auch noch die Überleitungsstücke reagiert. Alle weiteren nephrogenen Strukturen und die Gefäße weisen keine Enzymaktivität auf.

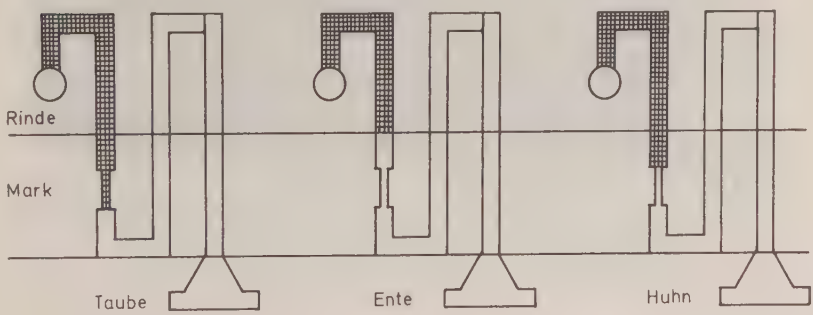


Abb.38: Entenniere, Übersichtsaufnahme: Enzymaktivität in den Hauptstücken. Histochemischer Nachweis der Leucinaminopeptidase. 35fache Vergrößerung

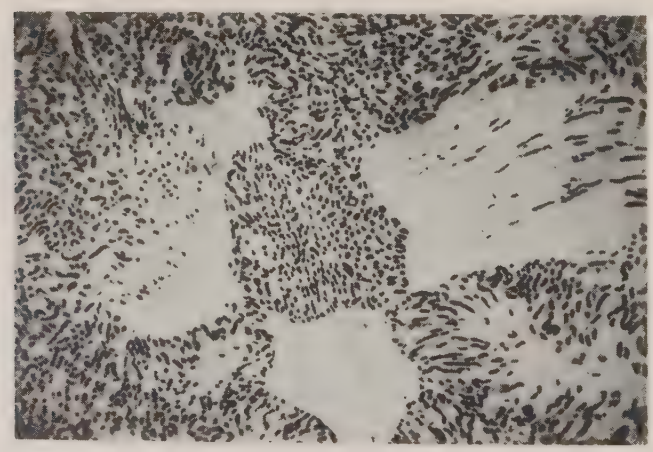


Abb.39: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme: Enzymaktivität in den Hauptstücken, die in die Markzylinder einstrahlen. Histochemischer Nachweis der Leucinaminopeptidase. 35fache Vergrößerung

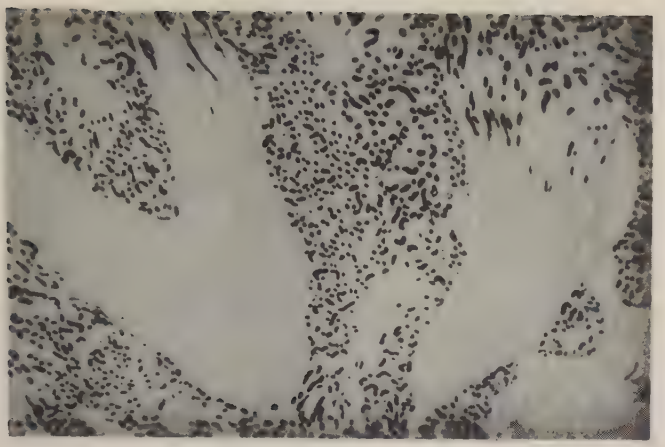


Abb.40: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder: Enzymaktivität in den in die Markzylinder einstrahlenden Hauptstücken. Histochemischer Nachweis der Leucinaminopeptidase. 35fache Vergrößerung

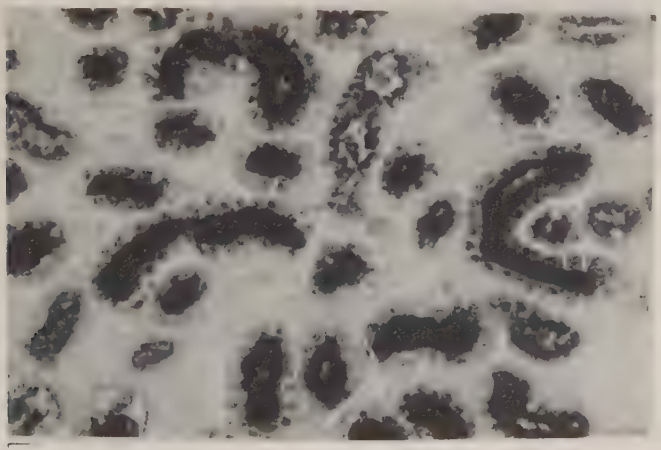
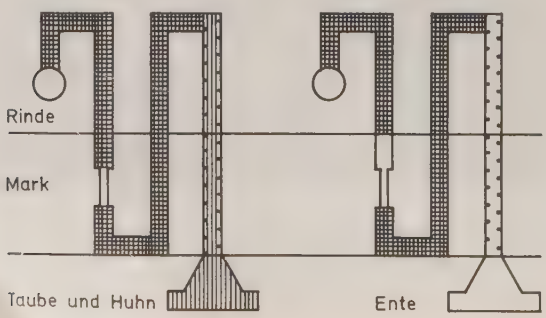


Abb.41: Entenniere, Ausschnitt Rindenläppchen: Enzymaktivität in den Hauptstücken, besonders in den Zellkernen und im Bürstensaum. Histochemischer Nachweis der Leucinaminopeptidase. 360fache Vergrößerung

3.2.11. Cytochromoxidase

Die Cytochromoxidase stellt das spezifische Oxidationsferment für Cytochrom c dar, das seinerseits in der Atmungskette sauerstoffübertragende Funktion hat. Sie ist ein struktureller Bestandteil der Mitochondrien und damit ein Markerenzym für diese (J.CHAYEN, L.BITENSKY und R.G.BUTCHER, 1975). Der histochemische Nachweis der Cytochromoxidase nach M.S.BURSTONE (1960) macht sich die oxidierende Funktion des Cytochrom c zunutze, indem N-Phenyl-p-phenylen-diamin und 1-Hydroxy-2-naphtholsäure zu blaugefärbtem Indophenol oxidativ gekuppelt werden.

Die Reaktion fällt bei allen drei Vogelarten in den einzelnen Nephronabschnitten gleich aus. Man findet eine starke Enzymaktivität in den Hauptstücken, Mittelstücken und in den Schleifenteilen des Markzylinders, deren Färbung sogar noch etwas verstärkt erscheint (Abb. 42, siehe D.JUNGE, 1971). Die Zellkerne sind dagegen nicht angefärbt. Die Aktivität in den Sammelrohren, die Zellen mit fermentreichen Kuppen besitzen, ist insgesamt schwach (Abb. 42,43) bis fehlend (Entenniere). Bei Taube und Huhn findet man außerdem im Anfangsteil der Markzylinder wieder einstrahlende Hauptstücke. Das Epithel des Ureters läßt einen schwachen Enzymgehalt erkennen, ebenso die Intima der Arterien. Die Glomerula sind nicht angefärbt.



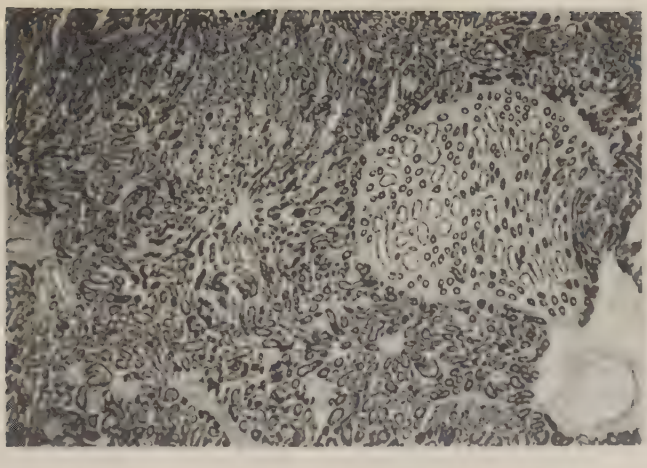


Abb.42: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der Cytochromoxidase. 55fache Vergrößerung

Abb.43: Entenniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der Cytochromoxidase. 45fache Vergrößerung

3.2.12. Dehydrogenasen

Dehydrogenasen oxidieren ihr Substrat durch Abspaltung von Wasserstoff. Sie übertragen den Wasserstoff auf einen geeigneten Akzeptor, meistens ein Coenzym wie NAD, NADP oder ein Flavoprotein, worin sie sich von den Oxidasen unterscheiden. Der Wasserstoff wird dann entweder über ein Transportsystem weitergeleitet, bis er schließlich mit dem Sauerstoff reagiert, oder er wird in einem weiteren enzymatischen Prozeß für biosynthetische Reaktionen verwendet. Der histochemische Nachweis folgender dehydrierender Enzyme mit der Tetrazolium-Methode basiert auf der Umwandlung eines farblosen, wasserlöslichen Tetrazoliumsalzes in ein farbiges, wasserunlösliches Formazan durch Anlagerung des Substratwasserstoffs. Bei der hier angewendeten Methode von Z.LOJDA (1965) werden folgende enzymspezifische Substrate verwendet:

Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase	-	D-Glucose-6-phosphat, Dinatriumsalz
Lactat-Dehydrogenase	-	DL-Lactat, Natriumsalz
ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase	-	D-3-Hydroxybutyrat, Natriumsalz
Malat-Dehydrogenase	-	L-Malat, Natriumsalz
Succinat-Dehydrogenase	-	Succinat, Dinatriumsalz

3.2.12.1. Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase

Die Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase katalysiert den Abbau von Glucosen zu Pentosen. Sie überträgt Wasserstoff von Glucose-6-phosphat auf NADP unter Bildung von 6-Phosphogluconolacton, der Ausgangssubstanz für Pentosen.

Die Glomerula sind bei allen drei Vogelarten enzymfrei. Bei der Taubenniere weisen die Hauptstücke eine starke Enzymaktivität auf. Es finden sich feine violette Granula, die die Zellkerne aussparen. Die Mittelstücke sind mäßig blauviolett angefärbt. Innerhalb der Markzylinder ist eine starke Aktivität in den Henleschen Schleifen vorhanden. Der Gehalt an Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase in den Sammelrohren, die fermentreiche Kuppen aufweisen, ist dagegen mäßig. In den Zellen des Ureterepithels findet man apikal eine starke Granulierung. Die Intima der Arterien besitzt eine mäßige Violettfärbung. In den Hauptstücken, Schleifen, Sammelrohren, im Ureter und in den Gefäßen der Entenniere ist der Gehalt an Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase um einen Intensitätsgrad geringer als bei der Taubenniere. Beim Huhn fällt die Reaktion im proximalen Konvolut wie bei der Taube aus: Hauptstücke und Henlesche Schleifen zeigen eine starke Aktivität (Abb. 45). Ebenso stark reagieren auch die Mittelstücke. Die Sammelrohre, der Ureter und die Arterien (besonders die Intima der Arterien) sind wie bei der Entenniere gering angefärbt.

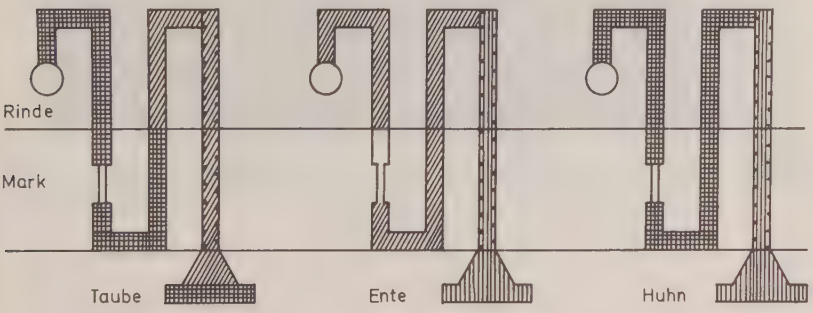


Abb.44: Entenniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase. 45fache Vergrößerung

Abb.45: Hühnerniere, Ausschnitt Markzylinder: starke Enzymaktivität in den Henleschen Schleifen. Histochemischer Nachweis der Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase. 35fache Vergrößerung

3.2.12.2. Lactat-Dehydrogenase

Die Lactat-Dehydrogenase oxidiert Lactat zu Pyruvat und kommt daher in allen Zellen vor, die anaerob Glucose abbauen.

Wieder sind die Glomerula frei von Enzym. Bei Taube und Huhn ist eine starke Aktivität in den Hauptstücken festzustellen, bei den Enten ist sie eher mäßig (Abb. 46,47). Im gesamten Cytoplasma findet sich eine feinkörnige Formazanfärbung, die die Zellkerne ausspart. Die Mittelstücke zeichnen sich bei den Tauben durch einen schwachen, bei Hühnern und Enten durch einen mäßigen Gehalt an Lactat-Dehydrogenase aus. Im Bereich der Markzylinder haben bei der Taube die dünnen Teile der Henleschen Schleifen stark reagiert. Die Schleifenstücke lassen ansonsten eine mäßige Aktivität erkennen, bei der Ente ist sie schwach. Die Sammelrohre, die wiederum Zellen mit fermentreichen Kuppen aufweisen, sind nur schwach violett angefärbt, ebenso die Primärverzweigungen und der Ureter. Bei der Taube ist dagegen eine starke Reaktion im Ureterepithel, besonders am basalen und apikalen Rand, feststellbar (Abb. 48).

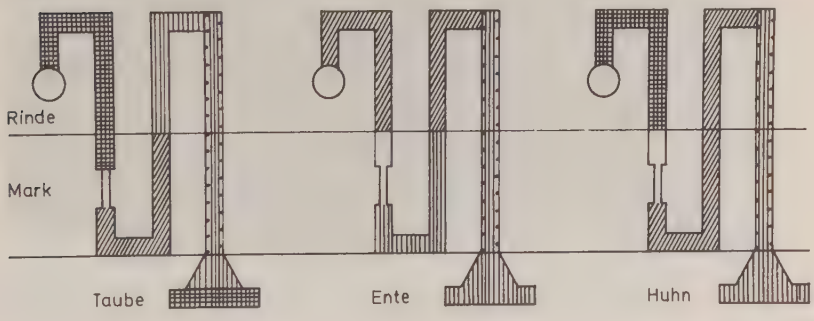


Abb.46: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der Lactat-Dehydrogenase. 35fache Vergrößerung

Abb.47: Hühnerniere, Ausschnitt Rindenläppchen. Histochemischer Nachweis der Lactat-Dehydrogenase. 55fache Vergrößerung

Abb.48: Taubenniere, Ausschnitt Ureter: starke Enzymaktivität am basalen und apikalen Rand des Urothels. Histochemischer Nachweis der Lactat-Dehydrogenase. 140fache Vergrößerung

Abb.49: Entenniere, Ausschnitt Ureter. Histochemischer Nachweis der Lactat-Dehydrogenase. 115fache Vergrößerung

3.2.12.3. ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase

Die ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase ist ein wichtiges Enzym im Fettstoffwechsel. Sie reduziert NAD-abhängig freie Acetessigsäure zu ß-Hydroxybutyrat. Acetessigsäure, ein normales Stoffwechselprodukt, entsteht beim Phenylalanin- und Tyrosinabbau, die Hauptmenge stammt jedoch aus dem Fettstoffwechsel.

Schon in der Übersicht bietet die Reaktion ein buntes Bild, was besonders bei Taube und Huhn auffällt. Die größte Aktivität ist im Bereich der Mittelstücke und der Schleifen zu finden (Abb. 50). Diese Nephronabschnitte zeigen eine starke blauviolette Anfärbung, wobei die Kerne ausgespart bleiben. Die Hauptstücke lassen dagegen nur eine mäßige, bei der Hühnerniere nur eine schwache, feine Granulierung erkennen. Die Sammelrohre zeigen in den Zellen einen schwachen Gehalt an ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase, allerdings besitzen sie auch hier wieder stark fermentreiche Kuppen. Die vereinzelt im Markzylinder besonders bei der Taube sichtbaren Überleitungsstücke weisen in Ihrem Niederschlag die gleiche Intensität wie die Hauptstücke auf. Das Ureterepithel läßt bei der Taube basal und apikal eine starke Reaktion erkennen, wie man sie auch bei dem Nachweis der Lactat-Dehydrogenase beobachten kann (Abb. 48). Die Primärverzweigungen und der Ureter weisen bei Enten und Hühnern kaum Enzymaktivität auf. Die Media der Arterien zeigt eine schwache Anfärbung. In den Venenwänden und in den Glomerula aller drei Spezies ist kein Gehalt an ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase feststellbar.

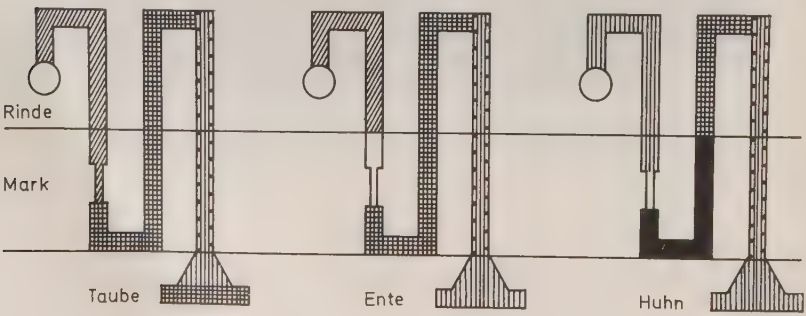


Abb.50: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase. 35 fache Vergrößerung

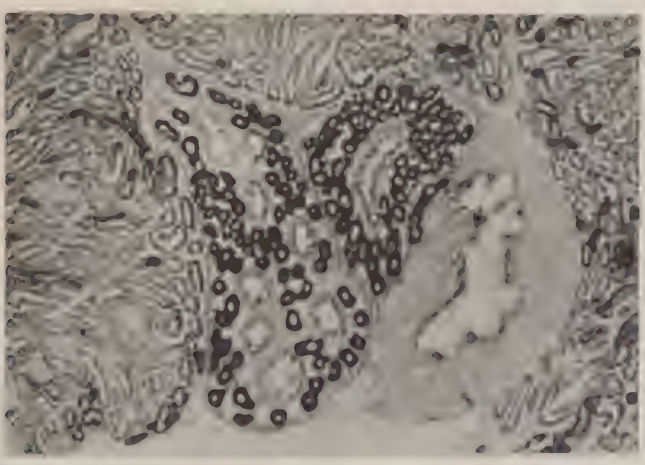
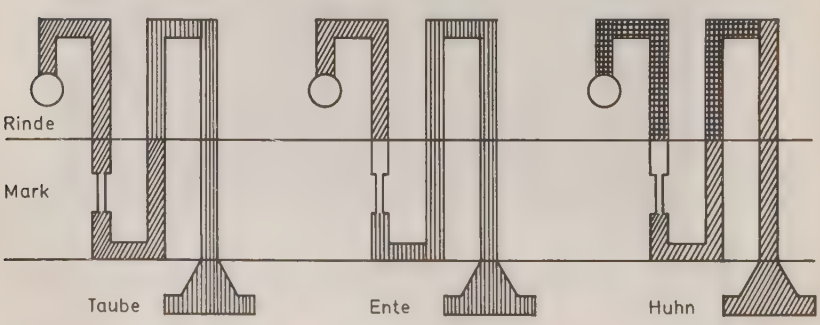


Abb.51: Hühnerniere, Ausschnitt Ureter und Markzylinder: starke Enzymaktivität in den Henleschen Schleifen. Histochemischer Nachweis der ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase. 115fache Vergrößerung

3.2.12.4. Malat-Dehydrogenase

Die Malat-Dehydrogenase ist ein Bestandteil des Zitronensäurezyklus. Im achten und letzten Schritt des Zyklus wird die sekundäre Alkoholgruppe der Äpfelsäure dehydriert, wobei die Malat-Dehydrogenase den Wasserstoff auf NAD überträgt. Als Produkt dieser Reaktion bildet sich Oxalacetat, das gleichzeitig Starter des Zitronensäurezyklus ist.

In den Glomerula ist bei den drei Vogelarten keine Reaktion feststellbar. Tauben-und Entenniere zeigen eine mäßige Aktivität in den Hauptstücken und eine schwache Aktivität in den Mittelstücken. Bei den Hühnern findet man in beiden Nephronabschnitten eine starke Reaktion (Abb. 52). Innerhalb der Markzylinder weisen die Schleifen bei der Ente eine schwache blaue Färbung, bei Huhn und Taube eine etwas stärkere Blaufärbung auf (Abb. 53). In den Sammelrohren, Primärverzweigungen, im Ureter und in den Arterienwänden ist die Reaktion schwach, bei den Hühnernieren mäßig. Die Zellkerne sind nicht angefärbt. Insgesamt fällt die Reaktion in den einzelnen Nephronabschnitten beim Huhn stärker als bei Taube und Ente aus.



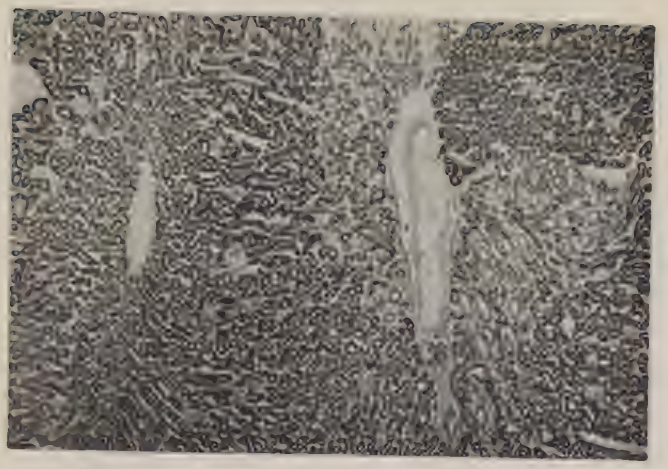


Abb.52: Hühnerniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der Malat-Dehydrogenase. 35fache Vergrößerung

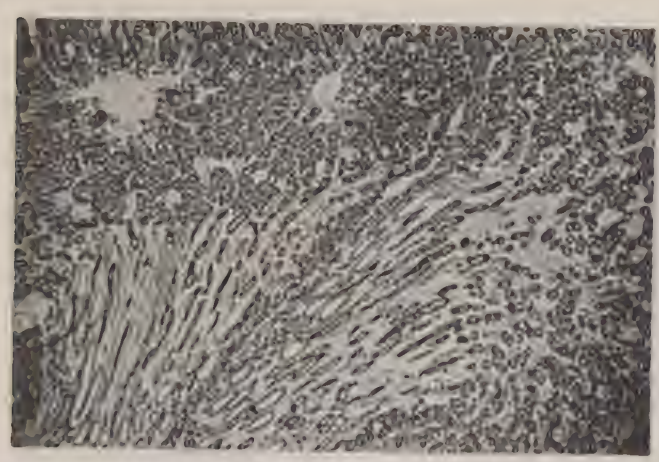
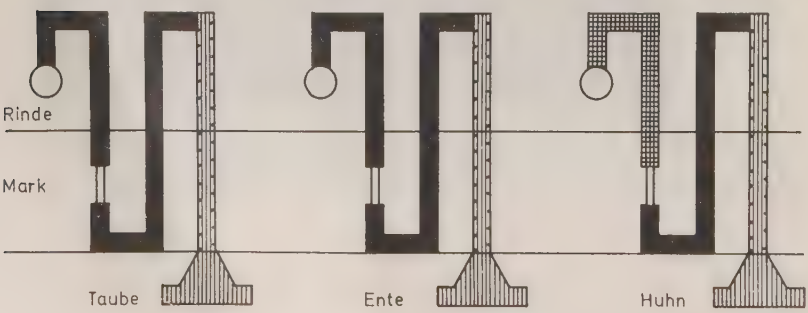


Abb.53: Taubenniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der Malat-Dehydrogenase. 35fache Vergrößerung

3.2.12.5. Succinat-Dehydrogenase

Die Succinat-Dehydrogenase ist ein wesentlicher Bestandteil des Zitronensäurezyklus und daher gleichzeitig dessen Markerenzym. Sie steuert die reversible Oxidation von Succinat zu Fumarat. Sie gehört zu den Atmungsfermenten und überträgt Wasserstoff aus dem Zitronensäurezyklus auf das Cytochromsystem. Man findet sie in allen aeroben Zellen, wo sie an die Mitochondrien gebunden ist. Die Succinat-Dehydrogenase wird im Präparat durch eine blauviolette Färbung sichtbar.

Bei der Taube findet man entsprechend der Mitochondrienverteilung eine sehr dichte Granulierung in den Hauptstükken. Ebenso intensiv ist die Anfärbung in den Mittelstükken und in den Henleschen Schleifen. Die Zellkerne sind deutlich ausgespart. Auch die Nierenkörperchen sind frei von Succinat-Dehydrogenase. In den Sammelrohren, Primärverzweigungen, im Ureter sowie im Bereich der Arterien-Media ist nur eine schwache Reaktion erkennbar. Jedoch weisen die Sammelrohre wieder besonders fermentreiche Kuppen auf (Abb. 55). Bei der Ente ist das Resultat ähnlich wie bei der Taube, wenngleich die Mittelstücke hier noch etwas intensiver angefärbt erscheinen. Bei der Hühnerniere ist die Enzymaktivität in den Hauptstücken um einen Grad geringer als bei Tauben-und Entennieren. Dadurch treten in der Übersicht die Schleifen und auch die Mittelstücke mit ihren dunkelvioletten Granula deutlicher hervor.



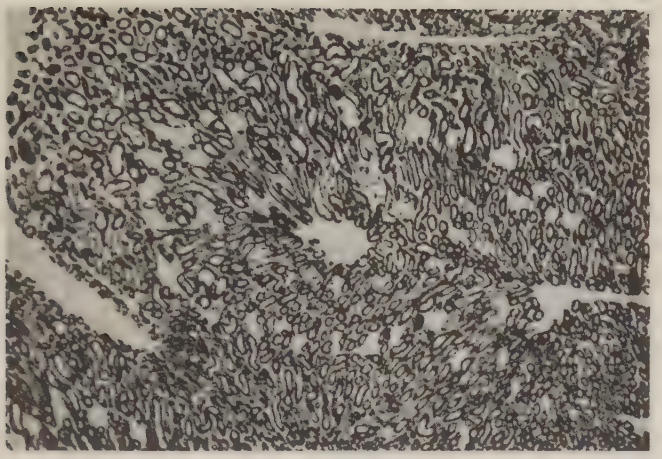


Abb.54: Entenniere, Ausschnitt Rindenläppchen: starke Enzymaktivität in den Haupt-und Mittelstücken, Glomerula ohne Aktivität. Histochemischer Nachweis der Succinat-Dehydrogenase. 35fache Vergrößerung

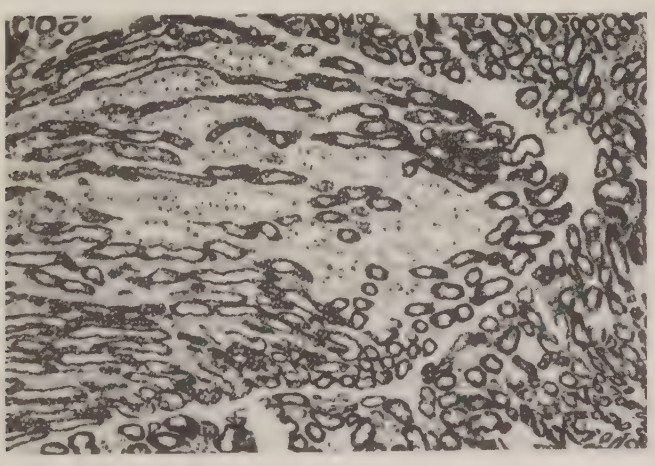


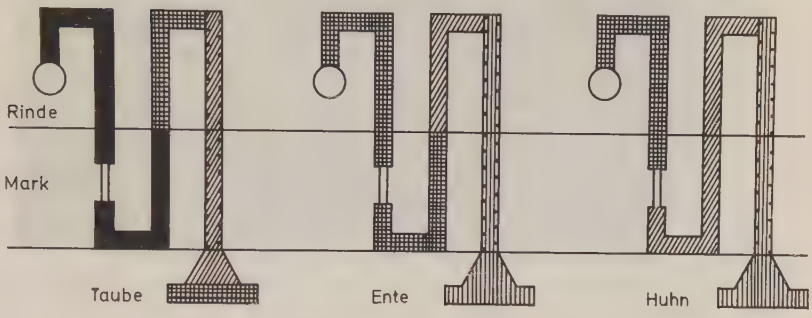
Abb.55: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder: starke Enzymaktivität in den Henleschen Schleifen, Sammelrohre mit fermentreichen Kuppen. Histochemischer Nachweis der Succinat-Dehydrogenase. 115fache Vergrößerung

3.2.12.6. NADH-Tetrazoliumreduktase

Die Reoxidation des Coenzyms NADH wird unter anderem von Flavinenzymen, auch Diaphorasen genannt, katalysiert. Ihre Fähigkeit, Wasserstoff reversibel aufzunehmen und an verschiedene Akzeptoren weiterzugeben, macht man sich beim histochemischen Nachweis zunutze, indem reduzierbare Farbstoffe und Pigmente wie Methylenblau, Tetrazoliumsalze und Ferricyanid als Akzeptoren angeboten werden. Die Diaphorase, die Tetrazoliumsalze reduziert, heißt NADH-Tetrazoliumreduktase. Sie kommt in den Mitochondrien und im endoplasmatischen Retikulum vor und ist wahrscheinlich mit der NADH-Dehydrogenase eng verwandt. Der Nachweis geschieht in prinzipiell gleicher Weise wie bei den zuvor beschriebenen Dehydrogenasen.

Bei der Taubenniere weisen Hauptstücke und Henlesche Schleife die stärkste Anfärbung auf. Die Zellkerne erscheinen als helle Flecken innerhalb des dunkelvioletten Cytoplasmas. Bei den Enten sind Haupt-und Schleifenstücke nur um einen Intensitätsgrad schwächer. In der Hühnerniere ist die Aktivität in den Schleifen mäßig, in den Hauptstücken dagegen stark. Der Enzymgehalt in den Mittelstücken ist bei den Tauben stark, bei Enten und Hühnern mäßig. Dabei kann man in den Mittelstücken der Entenniere besonders fermentreiche Zellen feststellen, vergleichbar den Mittelstücken der Taubenniere beim Esterasenachweis (siehe Seite 40). In den Sammelrohren der Taubenniere ist die Aktivität mäßig. Enten-und Hühnerniere zeigen hier nur einen schwachen Diaphorasegehalt, der besonders apikal vermehrt und sehr intensiv in den fermentreichen Kupoen zu finden ist. Das Ureterepithel der Taube hat wieder stark reagiert, während der Enzymgehalt bei den beiden anderen Spezies gering ist.

In den Gefäßen ist besonders bei der Taube eine schwache Anfärbung in der Intima und Media feststellbar. Die Glomerula enthalten keinerlei Enzym.



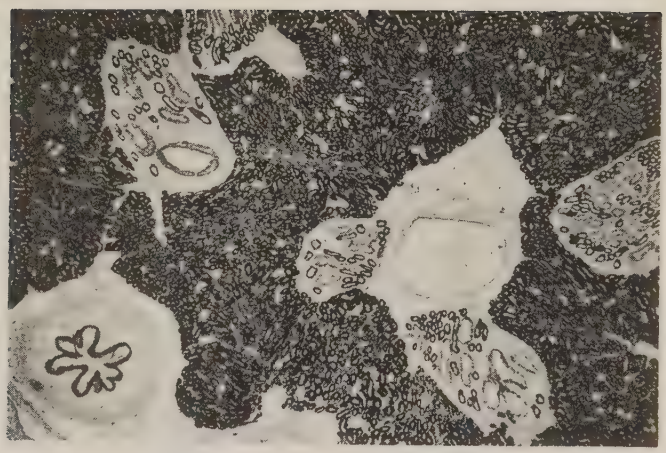


Abb.56: Taubenniere, Übersichtsaufnahme. Histochemischer Nachweis der NADH-Tetrazoliumreduktase. 35fache Vergrößerung

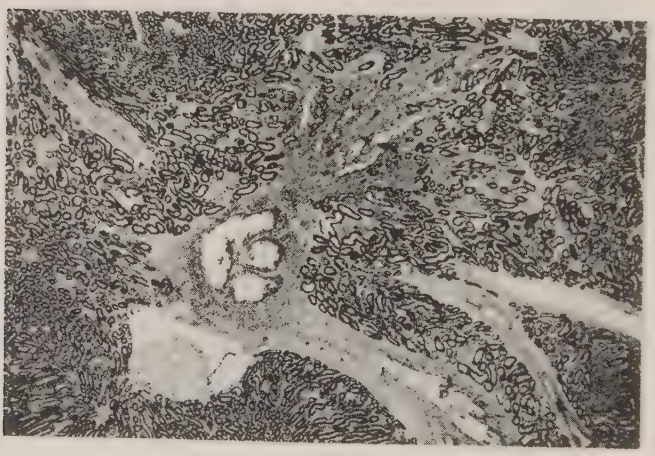


Abb.57: Entenniere, Ausschnitt Markzylinder und Ureter. Histochemischer Nachweis der NADH-Tetrazoliumreduktase. 35fache Vergrößerung

Abb.58: Hühnerniere, Ausschnitt Rindenläppchen. Histochemischer Nachweis der NADH-Tetrazoliumreduktase. 45fache Vergrößerung

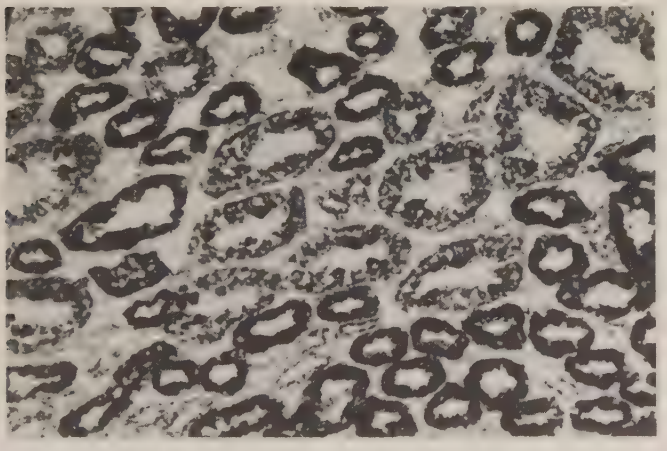


Abb.59: Taubenniere, Ausschnitt Markzylinder: starke Enzymaktivität in den Henleschen Schleifen, Sammelrohre mit fermentreichen Kuppen. Histochemischer Nachweis der NADH-Tetrazoliumreduktase. 360fache Vergrößerung

4. Diskussion

Die Vogelniere nimmt eine Mittelstellung zwischen Reptilien-und Säugerniere ein. Wie bereits erwähnt, befinden sich im Rindenläppchenbereich, mehr an der Oberfläche der Niere und um die Vena centralis herum lokalisiert, die reptilientypischen Nephrone; in der Nähe der Markzylinder findet man die säugerähnlichen Nephrone mit größeren Glomerula und Henleschen Schleifen. Durch die Henleschen Schleifen mit ihrem Gegenstromsystem können die Vogelnieren ebenso wie die Säugernieren einen im Vergleich zum Plasma hypertonen Urin produzieren. So fand schon G.D'ERRICO (1907), daß bei den Vögeln der Urin einen leicht höheren osmotischen Druck als das Plasma haben kann.

Bei den Säugetieren besteht eine enge Beziehung zwischen der Urinkonzentrierungsfähigkeit und der relativen Markdicke (O.W.JOHNSON,1974, B.SCHMIDT-NIELSON und R.O'DELL, 1961). Da Mark und Rinde in ungefähr gleichem Verhältnis zueinander stehen, sind die Säugetiere in der Lage, einen konzentrierteren Urin als die Vögel zu produzieren, deren Harn höchstens zwei bis drei mal konzentrierter als das Plasma sein kann (E.J.BRAUN und W.H.DANTZLER,1969, T.POULSON und G.A.BARTHOLOMEW,1962, E.SKADHAUGE und B.SCHMIDT-NIELSON,1967). Vergleicht man die drei Vogelarten miteinander, so findet man, daß bei den Entennieren die Markzylinder im Verhältnis zu den Rindenläppchen relativ klein ausfallen. Die schwächere Entwicklung der Henleschen Schleifen und Vasa recta bei dieser Vogelart erklärt sich aus der Tatsache, daß sie an eine feuchte Umgebung gewöhnt ist und nicht so sehr des Gegenstromsystems bedarf, das durch die Natriumpumpe in den aufsteigenden Henleschen Schleifen bewirkt wird. Nach O.W.JOHNSON (1974) ist dieses Mark-Rinden-Größenverhältnis Gradmesser für die renale Anpassung an die Erdumgebung. So läßt die höhere Anzahl an Markzylindern und ihr größerer Durchmesser bei

den beiden anderen Arten, vor allem bei der Taube, auf die Fähigkeit einer wirksameren Wasserrückresorption schließen, die für den Aufenthalt an Land nötig ist. Deshalb sieht frischer Hühnerharn auch gelb bis bräunlich aus, Entenharn dagegen weiß und opaleszent (F.GROEBBELS,1932).

Das Halssegment, das in einigen Taubennierenpräparaten gefunden wurde, erinnert an die nahe Verwandtschaft der Vogel- mit der Reptilienniere. Allerdings hat dieses Halssegment keine Mikrovilli mehr wie bei den niederen Vertebraten.

Nach U.SCHMIDT und W.G.GUDER (1976) sind die tubulären Funktionen energieverbrauchende Transportvorgänge, die durch energiespendende Prozesse angetrieben werden, wobei der Natriumtransport als die Hauptarbeitsfunktion der Niere angesehen werden kann.

Betrachtet man die Verteilung der Dehydrogenasen innerhalb der Vogelnieren, so fällt auf, daß, ausgenommen bei der Malat-Dehydrogenase, das Sammelrohrepithel bei den drei Vogelarten insgesamt eine schwächere Aktivität als die übrigen Abschnitte des Nephrons aufweist, aber Zellen mit besonders fermentreichen Kuppen besitzt. Ähnliche Beobachtungen macht man auch bei der Cytochromoxidase und den Lipiden. Diese erstmals von R.HEIDENHAIN (1874) bei Säugetieren entdeckten "dunklen" Zellkuppen besitzen ein dichteres Cytoplasma, das mehr RNA-Granula und zahlreichere Mitochondrien enthält als die fermentärmeren "hellen" Zellen (M.WACHSTEIN und M.BRADSHAW,1962; M.WACHSTEIN, M.BRADSHAW und J.M.ORTIZ,1961). In den "dunklen" Zellen sind die oxidativen Enzyme, zu denen die Lactat-Dehydrogenase, die Succinat-Dehydrogenase, die NADH-Tetrazoliumreduktase, die ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase, die Cytochromoxidase und die Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase gehören, aktiver als in den "hellen" Zellen. W.v.MÖLLENDORF (1930) spricht in diesem Zusammenhang auch von Schaltzellen. Man kann

annehmen, daß auch das Sammelrohr noch eine Bedeutung bei der Konzentrierung des Urins hat, was für alle drei Vogelarten gilt. M.WACHSTEIN und M.BRADSHAW (1962) beobachteten nämlich bei Säugetieren, daß nach einer experimentell ausgelösten Nierenschädigung mit daraus folgender Unfähigkeit, Urin zu konzentrieren, die Zahl der "dunklen" Zellen in den Markanteilen dieser Tubuli allmählich anstieg.

Die Lactat-Dehydrogenase, als Enzym der anaeroben Glykolyse, zeigt ihre Hauptaktivität, vor allem bei Huhn und Taube, im proximalen Tubulus, der im Gegensatz zur Säugerniere von Zweigen der Nierenpfortader versorgt wird. Sie nimmt damit an der Energiegewinnung für die tubuläre Rückresorption teil, die nach K.J.ULLRICH (959) hauptsächlich im proximalen Tubulus stattfindet. Wie schon M.G.EGGLETON (1956) feststellte, sind reabsorptive Prozesse nicht unbedingt an eine Energiequelle gebunden.

Ein ähnliches Verteilungsmuster wie bei der Lactat-Dehydrogenase findet man auch bei der Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase, zumindest bei der Entenniere. Bei Huhn und Taube zeigt sich, ähnlich dem Bild bei der Säugerniere (U.SCHMIDT und W.G.GUDER,1975), eine stärkere Aktivität in der Henleschen Schleife, hier vor allem im aufsteigenden Schenkel, und im distalen Tubulus. Nach H.WIRZ (1960) leistet, entsprechend dem Haarnadelgegenstromprinzip in konzentrierenden Nieren, wahrscheinlich der aufsteigende Schenkel der Henleschen Schleife den aktiven Beitrag zur Gegenstrommultiplikation, die somit, wie schon oben erwähnt, bei den Landtieren größer ist.

Die Enzyme der Atmungskette und des Zitratzyklus - Cytochromoxidase, Malat-Dehydrogenase, Succinat-Dehydrogenase und NADH-Tetrazoliumreduktase - zeigen eine mäßige (Malat-Dehydrogenase) bis starke (Cytochromoxidase und NADH-Tetrazoliumreduktase) bzw. sehr starke (Succinat-Dehydrogenase) Reaktion sowohl im proximalen und distalen Tubulus, als auch

in der Henleschen Schleife. Verglichen mit dem glykolytischen Enzym Lactat-Dehydrogenase weisen die Enzyme des Zitratzyklus relativ hohe Aktivitäten im dicken, aufsteigenden Teil der Henleschen Schleife auf, was besonders bei der Taubenniere auffällt. Daraus läßt sich schließen, daß der oxidative Metabolismus der hauptenergieliefernde Mechanismus in diesem Teil des Nephrons ist. Ähnliche Beobachtungen macht man beim Säugetier (U.SCHMIDT und W.G.GUDER, 1976). Die starke Aktivität der aeroben Enzyme im distalen Tubulus läßt unter anderem auf die vaskuläre Versorgung aus efferenten glomerulären Gefäßen schließen. Diese aerobe Energiequelle ist für die tubuläre Sekretion der Harnsäure von Bedeutung (M.G.EGGLETON,1956), die bei der Vogelniere im Gegensatz zur Säugerniere das Endprodukt des Proteinmetabolismus darstellt. Auffällig ist der besonders hohe Gehalt an Succinat-Dehydrogenase bei allen drei Arten. YU.V.NATOCHIN et al. (1975) fanden, daß es eine Parallele zwischen dem Aktivitätsanstieg der Succinat-Dehydrogenase im Nierengewebe und der Intensität der Natriumreabsorption gibt, was mit einem Anstieg der Mitochondrienzahl verbunden ist.

Der größte Teil des aktiven Transports hängt von der ATP-Spaltung, und damit vom Vorhandensein der Adenosintriphosphatase ab, deren Konzentration im Präparat nach S.L.CLARK (1957) ein direktes Maß für die Transportaktivität ist. Die Reaktion zeigt besonders im proximalen Tubulus und im Sammelrohr-und Ureterbereich , hier vor allem bei der Ente, einen hohen Gehalt an Adenosintriphosphatase an. Da der reabsorptive Mechanismus teilweise denosintriphosphatase-abhängig ist, handelt es sich wohl um Rückresorptionsvorgänge, die dort ablaufen: im proximalen Tubulus die Reabsorption von Glucose, die man im Vogelurin nicht findet, und im Sammelrohr die Rückresorption von Natrium-, Chlorid- und Bicarbonationen. Da der Urin der Vögel normalerweise hypoton im Vergleich zum Plasma ist, muß das relative Aus-

maß der Reabsorption einiger Stoffe größer sein, und alle größeren ultrafiltrierbaren Bestandteile des Plasmas müssen rückresorbiert werden (I.SPERBER,1960). Dieses findet also besonders bei der Ente im Sammelrohr-und Ureterbereich statt.

Auch die alkalische Phosphatase besitzt teilweise Adenosintriphosphatase-Aktivität, wie S.L.CLARK (1961) am Intestinum von Säugern zeigte. Hinsichtlich ihrer Lokalisation verhält sich die alkalische Phosphatase der Vogelniere wie die der Säugerniere: man findet sie ausschließlich im Hauptstück, und zwar im Bereich des Bürstensaums, dessen Entwicklungsgrad die Reaktionsstärke bestimmt (J.B.LONGLEY und E.R.FISHER,1954; B.RODE,1966). Zusätzlich zu seiner Rolle bei der Differenzierung (S.M.R.VETTER and CH.W.GIBLEY jr.,1966; CH.W.GIBLEY,1967), kommt diesem Enzym eine Bedeutung bei resorbierenden und sekretorischen Vorgängen gewisser Organe zu. Da die Phosphatasen in die Zuckerrückresorption eingeschaltet sind (J.M.KISSANE and R.H.HEPINSTALL,1964; O.HOFFMANN-OSTENHOF,1954), ist dieses ein weiterer Hinweis darauf, daß die Rückresorption von Glucose bei allen drei Vogelarten im proximalen Tubulus stattfindet. Die alkalische Phosphatase spielt eine funktionelle Rolle an den Zellmembranen, was bereits von F.MOOG (1951, 1952) am sich entwickelnden Maus-und Hühnchenduodenum gezeigt wurde. Vielleicht erfolgt aber auch hier eine Absorption von Carbohydraten und Fetten, wie sie J.DAVIES (1952) für die mesonephrogenen Tubuli beschreibt.

Die saure Phosphatase findet sich bei allen drei Spezies hauptsächlich im proximalen Tubulus und im Sammelrohr in Form feiner Granula, die auch bei der Rattenniere in den proximalen Tubuli beobachtet wurden (A.B.MAUNSBACH,1964; W.STRAUS,1954). Bemerkenswert ist der hohe Grad der Aktivität beim Huhn im Hinblick auf die physiologische Bedeutung, die diesen granulären, lysosomalen Körpern

zugeschrieben wird. Sie sind nicht nur mit saurer Phosphatase-Aktivität, sondern auch mit anderen hydrolytischen Enzymen ausgestattet (M.WACHSTEIN und M.BRADSHAW,1965; W.STRAUS,1954). Da die saure Phosphatase und die Lysosomen eine Rolle in den Prozessen der Pinozytose spielen (B.RODE', 1966), ist es somit wahrscheinlich, daß beim Huhn ein höherer Eiweißgehalt im Primärharn als bei Ente und Taube vorhanden ist.

Die Esterase kommt in den einzelnen Nephronabschnitten bei den drei Vogelarten, ähnlich wie bei den verschiedenen Säugetierarten (M.WACHSTEIN,1955), in sehr unterschiedlichen Konzentrationen vor, während sie in den Hauptstükken stets mit gleichmäßig hoher Konzentration vertreten ist. Bei der Taube finden sich im Mittelstück des Nephrons unterschiedliche Aktivitäten der Esterase. Neben Zellen mit verstärkter Aktivität sind auch solche ohne Aktivität erkennbar. Die gleiche Beobachtung machten T.MIRAGLIA et al. (1975) bei einer männlichen Affenart. Diese Zellen kann man mit den "hellen" und "dunklen" Zellen vergleichen, die, wie bereits oben erwähnt, demnach nicht nur oxidative Enzyme enthalten, sondern auch Hydrolasen.

Ebenso wie die Esterase gehört auch die ß-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase zu den Enzymen des Fettmetabolismus. Sie ist besonders aktiv im distalen Tubulus und im dicken Teil der Henleschen Schleife, was auch von H.WENK (1966) beim Rattennephron beobachtet wurde. Man kann annehmen, daß sie hier einen Beitrag zur Gegenstrommultiplikation leistet.

Ein hoher Gehalt an Lipiden findet sich bei den drei Arten im Cytoplasma der Hauptstückzellen. Lipide sind auch ein konstanter Bestandteil des proximalen Tubulusepithels bei Säugern, wie J.DAVIES (1952) bei Schafembryonen feststellte. In erster Linie handelt es sich wohl um Phospholipide, da diese durch Einwirkung auf Protein (S.M.RAPOPORT,1959)

die Aktivierung von Enzymen, z.B. Cytochromoxidase, bewirken sollen. Phospholipide und ihre Fettsäure-Komponente bestimmen größtenteils den physikochemischen Zustand der Zellmembranen und nehmen an der Reabsorption von Natrium teil (YU.V.NATOCHIN et al.,1975).

Betrachtet man den Nachweis für neutrale und saure Mucopolysaccharide, so kann im Gegensatz zu D.JUNGE und G.MICHEL (1972) kein wesentlicher Unterschied zwischen den Nieren der drei Arten festgestellt werden. Diese fanden bei der Hausente einen deutlich höheren Gehalt an sauren und ein vermindertes Vorkommen von neutralen Mucopolysachariden in den Sammelrohren im Vergleich zu entsprechenden Abschnitten der Hühnerniere. Während die PAS-Reaktion in Glomerulum, Hauptstück, Sammelrohr, Primärverzweigung und Ureter positiv ausfällt, findet man eine zunehmend intensive Alcianblaufärbung nur im Bereich der Sammelrohre, Primärverzweigungen und des Ureters. Die vereinzelt erkennbaren Sekretabschnürungen lassen an eine apokrine Sekretion von Schleimstoffen denken. Diese Schleimstoffe, deren Hauptbestandteile die neutralen und sauren Mucopolysaccharide sind, vermischen sich mit dem Harn und verleihen ihm dadurch seine Viskosität (D.JUNGE,1971). Nach E.GUSZAL (1970) erscheint es auch nicht unwahrscheinlich, daß die Schleimsekretion stattfindet, um einen Verschluß der Tubuli durch präzipitierende Harnsäure oder Urate zu verhindern. Bei der Ente findet man die Muzine, wie E.GUSZAL (1970) die Schleimstoffe auch nennt, nicht nur im oberen Drittel des Sammelrohr-und Ureterepithels, sondern auch im basalen Anteil. Wahrscheinlich besteht hier eine Verbindung zur Adenosintriphosphatase und damit eine Bedeutung für die Rückresorptionsprozesse. Das Vorhandensein von neutralen Mucopolysacchariden im Bürstensaum der Hauptstücke läßt an eine Beziehung zur alkalischen Phosphatase denken (D.JUNGE,1971; F.MOOG,1944; J.B.LONGLEY and E.R. FISHER,1956; S.M.R.VETTER and CH.W.GIBLEY,1966;

J.DAVIES,1952). Das PAS-positive Material kann als Mucopolysaccharidkomponente eines dynamischen zellulären Mechanismus zur Orientierung der alkalischen Phosphatase angesehen werden (F.MOOG und E.L.WENGER,1952; D.JUNGE,1971). Auch H.ST.BENETT (1956) schreibt den Mucopolysacchariden eine wichtige Rolle bei Resorptions-und Sekretionsprozessen in den Hauptstücken zu. Gleich den Säugern ist auch bei den Vögeln das Retikulin, ein Glykolipoproteid, wichtiger Bestandteil der Membranen, wie der starke Gehalt an Mucopolysacchariden, z.B. in den Glomerula anzeigt (CH.W.GIBLEY,1967; A.NOLTE und M.OKHUMA,1969).

Teil des Mucopolysaccharid-Metabolismus ist unter anderem die ß-D-Glucuronidase, die nach W.H.FISHMAN et al. (1969) sowohl in den Lysosomen, als auch im endoplasmatischen Retikulum lokalisiert ist. Das Reaktionsbild der ß-D-Glucuronidase erinnert weitgehend an das der sauren Phosphatase, die ebenfalls zu den Hydrolasen gehört und in den Lysosomen lokalisiert ist. Die gleichen Beobachtungen machte K.H.KORFSMEIER (1972) an Gewebekulturen von Rattennieren. Er folgerte daraus, daß die ß-D-Glucuronidase ebenfalls am Abbau phagozytotisch aufgenommener Partikel beteiligt ist. Wie bei der sauren Phosphatase finden sich die stärksten Aktivitäten im proximalen Tubulus, besonders wieder bei der Hühnerniere, und im Sammelrohr-und Ureterbereich.

Die Leucinaminopeptidase zeigt das gleiche Aktivitätsmuster wie die alkalische Phosphatase. Auch hier findet sich Enzymgehalt in den Bürstensäumen der Hauptstücke. Im Hinblick auf ihre ähnliche Verteilung kann man gemeinsame Funktionen für diese hydrolytischen Enzyme annehmen (J.CONCHIE et al., 1959). Außerdem fällt die intensive Anfärbung der Zellkerne auf. Welche Funktion die Leucinaminopeptidase dort hat, ist noch ungeklärt.

Beim Säugetier unterscheidet sich der Aktivitätsgrad und

das Verteilungsmuster der ß-D-Galactosidase etwas von dem anderer Hydrolasen (A.M.RUTENBURG et al.,1957). Ähnlich verhält es sich bei den Vögeln. Die drei Vogelarten weisen untereinander sehr deutliche Unterschiede auf. Während bei der Taubenniere nur in den Sammelrohren der Markzylinder, in den Primärverzweigungen und im Ureter Enzymaktivität zu finden ist, kann bei der Ente im gesamten Verlauf des Sammelrohrs bis zum Ureter hin eine mäßige Grünfärbung festgestellt werden. Beim Huhn schließlich ist die ß-D-Galctosidase nicht nur in diesen Strukturen, sondern auch im proximalen Tubulus aktiv, ähnlich der sauren Phosphatase und der ß-D-Glucuronidase. Die Hauptfunktion dieses Enzyms dürfte wohl die Bereitstellung von Glucose für energieverbrauchende Prozesse sein (H.C.MÜLLER und O.v.DEIMLING,1971). Zusammengenommen gibt dieses einen weiteren Hinweis darauf, daß dem Abschnitt vom Sammelrohr bis zum Ureter neben der harnleitenden Funktion noch eine wichtige Rolle bei der Endharnbereitung zukommt.

5. Zusammenfassung

Histologischer Aufbau und die Verteilung von Mucopolysacchariden, Lipiden, Phosphatasen, Glucuronidase, Galactosidase, Esterase, Leucinaminopeptidase, Cytochromoxidase und einigen Dehydrogenasen wurden in den Nieren von Taube, Ente und Huhn untersucht.

Das Nephron ist bei allen drei Arten im Prinzip gleich aufgebaut. Die Markzylinder der Entenniere sind jedoch tubulusärmer und bindegewebsreicher als die der Tauben- und Hühnerniere. Die dünnen Teile der Henleschen Schleife wirken wie in die Markzylinder einstrahlende Hauptstücke, was bei der Taubenniere am deutlichsten wird.

Die Lactat-Dehydrogenase als Enzym der anaeroben Glykolyse zeigt ihre Hauptaktivität im proximalen Tubulus. Der Gehalt an aeroben Enzymen (Cytochromoxidase, Malat-Dehydrogenase, Succinat-Dehydrogenase und NADH-Tetrazoliumreduktase) ist dagegen im distalen Tubulus am größten. Dieses Enzymmuster spiegelt auch die unterschiedliche Gefäßversorgung der beiden Nephronabschnitte wider: der proximale Tubulus wird von Zweigen der Nierenpfortader versorgt, der distale Tubulus aus efferenten glomerulären Gefäßen.

Der hohe Gehalt des proximalen Tubulus an Adenosintriphosphatase und alkalischer Phosphatase weist auf die Bedeutung dieses Abschnittes für die Reabsorption von Stoffen hin.

Die starke Reaktion der sauren Phosphatase und der β-D- Glucuronidase im Hauptstück läßt bei der Hühnerniere darauf schließen, daß ein hoher Eiweißgehalt im Primärharn besteht.

Beim Esterasenachweis findet man im Mittelstück der Taubenniere neben Zellen ohne Aktivität auch solche mit starker Aktivität. Ähnlich fermentreiche Zellen beobachtet man bei anderen Enzymnachweisen (u.a. bei fast allen De-

hydrogenasen und der Cytochromoxidase) als Kuppen auch im Bereich des Sammelrohrs, was darauf schließen läßt, daß diesem vor allem bei der Entenniere noch eine bedeutende Rolle bei der Endharnbereitung zukommt. Das wird auch beim Nachweis der β-D-Galactosidase deutlich. Dieses Enzym zeigt in seiner Verteilung die stärksten Unterschiede zwischen den drei Spezies: bei der Taube ist die Enzymaktivität nur in den Sammelrohren des Markzylinders zu finden, bei der Ente zusätzlich in denen der Rindenläppchen und beim Huhn außerdem noch in den Hauptstücken.

Insgesamt finden sich bei allen drei Vogelarten vor allem Unterschiede im Enzymgehalt der einzelnen Nephronabschnitte. Dieser ist bei der Hühnerniere, besonders im Bereich der Henleschen Schleife und des Mittelstücks, höher als bei der Entenniere, was auf eine größere Harnkonzentrierungsfähigkeit bei auf dem Land lebenden Vogelarten schließen läßt. Die Taubenniere nimmt sehr oft eine Mittelstellung zwischen beiden ein.

6. Literaturverzeichnis

BAKER,J.R.: The histochemical recognition of lipine.
Quart. J. Mikr. Sci. 87, 441-463 (1946)

BARKA,T. and P.J.ANDERSON: Histochemistry: Theory, practice and bibliography.
Harper and Row, Inc., New York 1963

BENETT,H.ST.: The concepts of membrane flow and membrane vesiculation as mechanism for active transport ion pumping.
J. biophys. biochem. Cytol. 2, 99-103 (1956)

BERGER,CH.: Mikroskopische und histochemische Untersuchungen an der Niere von Columba livia aberratio domestica (L.).
Z. mikr.-anat. Forsch. 74, 436-456 (1966)

BRAUN,E.J. and W.H.DANTZLER: Function of mammaliantype and reptiliantype nephrons in kidney of desert quail.
Amer. J. Physiol. 222, 617-629 (1972)

BURSTONE,M.S.: Histochemical demonstration of cytochrome oxidase with new amine reagents.
J. Histochem. Cytochem. 8, 63-70 (1960)

CALDER,W.A. and P.J.BENTLEY: Urine concentrations of two carnivorous birds, the white pelican and the roadrunner.
Comp. Biochem. Physiol. 22, 607-609 (1967)

CHAYEN,J., L.BITENSKY and R.G.BUTCHER: Histochemie
Verlag Chemie, Weinheim 1975

CLARK,S.L.: The localization of alkaline phosphatase in tissues of mice, using the electron microscope.
Amer. J. Anat. 109, 57-62 (1961)

CONCHIE,J., J.FINDLEY and G.A.LEVVY: Mammalian glycosidases, distribution in the body.
J. Biochem. 71, 318-324 (1959)

DAVIES,J.: Correlated anatomical and histochemical studies of the mesonephrons and placenta of the sheep.
Amer. J. Anat. 91, 263-299 (1952)

DAVIES,J.: Cytological evidence of protein absorption in fetal and adult mammalian kidneys.
Amer. J. Anat. 94, 45-72 (1954)

D'ERRICO,G.: Über die physikochemischen Verhältnisse und die Harnsekretion bei Hühnern.
Beitr. chem. physiol. Pathol. 9, 453-469 (1907)

DIXON,M. and E.C.WEBB: Enzymes
Longmans 2nd edn., London 1964

EGGLETON,M.G.: In modern views on the secretion of urine.
F.R.Winton, London 1956

FELDOTTO,A.: Die Nierenharnkanälchen des Huhnes.
Z. mikr.-anat. Forsch. 17, 353-370 (1929)

FISHMAN,W.H., H.IDE and R.RUFO: Dual localisation of acid hydrolases in endoplasmatic reticulum and in lysosomes.
Histochemie 20, 287-299 (1969)

GIBLEY,C.W.: Histochemistry of mesonephrons in the developing chick.
Texas Rep. Biol. and Med. 25, 380-395 (1967)

GOMORI,G.: Microtechnical demonstration of phosphatase in tissue sections.
Proc. Soc. exp. Biol. Med. 42, 23 (1939)

GROEBBELS,F.: Der Vogel, Bau, Funktion, Lebenserscheinung und Einpassung.
Gebrüder Bornträger, Berlin 1932, Band 1, Teil Niere und Harn, S. 678-684

GUSZAL,E.: Histochemical study of the kidney of domestic fowls.
Acta vet. Academ. Scient. hungaricae 20, 259-299 (1970)

HEIDENHAIN,R.: Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren.
Arch. Mikrosk. Anat. 10, 1 (1874)

HOFFMANN-OSTENHOF,O.: Enzymologie.
Springer-Verlag, Wien 1954

HOLT,S.J.: Factors governing the validity of staining methods for enzymes, and their bearing upon the Gomori acid phosphatase technique.
Exp. Cell Res. 7, 1-27 (1959)

HOLT,S.J. and R.F.J.WITHERS: Studies in enzyme cytochemistry.
V. An appraisal of indogenic reactions for esterase localization.
Proc. roy. Soc. 148, 520-532 (1958)

HAYASHI,M., Y.NAKAJIMA and W.H.FISHMAN: The cytologic demonstration of β-glucuronidase employing naphthol-As-Bi-glucuronide and hexazonium pararosanilin; a preliminary report.
J. Histochem. Cytochem. 12, 293-297 (1964)

HÜFNER,C.G.: Anatomie und Physiologie der Harnkanälchen.
Med. Diss., Leipzig 1866

JERUSALEM,CH.: Eine kleine Modifikation der GOLDNER (MASSON)- Trichromfärbung.
Z. wiss. Mikr. 65, 320 (1963)

JOHNSON,O.W. and J.N.MUGAAS: Some histological features of avian kidneys.
Amer. J. Anat. 127, 423-436 (1970)

JOHNSON,O.W.: Relative thickness of the renal medulla in birds.
J. Morph. 142, 277-284 (1974)

JUNGE,D.: Zur Histochemie der Niere des Haushuhns (Gallus domesticus L.)
Acta histochem. 41, 159-175 (1973)

JUNGE,D. und G.MICHEL: Histochemische Untersuchungen an der Niere der Hausente (Anas boschus domestica L.)
Arch. exp. Vet.-Med. 491-497 (1973)

KARLSON,P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie.
Thieme-Verlag, Stuttgart 1967

KISSANE,J.M. and R.H.HEPINSTALL: Experimental hydronephrosis: morphological and enzymatic studies of renal tubules in ureteric obstruction and recovery in the rat. I. Alkaline phosphatase.
Lab. Invest. 13, 539-546 (1964)

KORFSMEIER,K.H.: Veränderungen des Enzymmusters in primären Gewebekulturen.
Histochemie 32, 245-260 (1972)

LILLIE,R.D.: Histopathologic technique and practical histochemistry.
The Blakiston Company 64, 3rd edition, New York 1954

LISON,L.: Sur des nouveaux colorants histologiques specifiques des lipides.
C. R. Soc. Biol. Paris 115, 202-205 (1934)

LOJDA,Z.: Remarks on histochemical detection of dehydrogenases. II. Intracellular localization.
Folia morph., Prague 13, 84-96 (1965)

LOJDA,Z.: Indigogenic methods for glycosidases. II. An improved method for β-D-galactosidase and its application to localization studies of the enzymes in the intestine and in other tissues.
Histochemie 23, 266-288 (1970)

LONGLEY,J.B. and E.R.FISHER: Alkaline phosphatase and the periodic acid Shiff reaction in the proximal tubule of the vertebrate kidney. A study in segmental differentiation.
Anat. Rec. 120, 1-21 (1954)

MARSHALL,E.K.jr.: The comparative physiology of the kidney in relation to theories of renal secretion.
Physiol. Rev. Baltimore 14, 133-154 (1934)

MAUNSBACH,A.B.: Correlation of ultrastructure, autofluorescence and acid phosphatase activity in granules isolated from proximal tubules of the kidney of the rat.
Nature 202, 1131-1132 (1964)

MAYER,P.: Über das Färben mit Hämatoxylin.
Mitt. Zool. Stat., Neapel 10, 170-186 (1891)

Mc MANUS,J.F.A.: Histological demonstration of mucine after periodic acid.
Nature 158, 202 (1946)

Mc NAAB,F.M.A.: A comparative study of water balance in three species of quail. II. Utilisation of saline drinking solutions.
Comp. Biochem. Physiol. 28, 1059-1074 (1969)

MICHEL,G. und D.JUNGE: Zur mikroskopischen Anatomie der Niere bei Huhn und Ente.
Anat. Anz. 131, 124-134 (1972)

MIRAGLIA,T., V.R.CHAVARRIA IRUSTA, B.G.CASTRO FILHO and G.PINTO: Histochemical localization of enzyme activity in the kidneys of male marmosets (callithrix jaccus and callithrix penicillata).
Acta anat. 92, 385-410 (1975)

MÖLLENDORF,W.v.: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Bd. VII.
Springer-Verlag, Berlin 1930

MOOG,F.: Localization of alkaline and acid phosphatase in the early embryogenesis of the chick.
Biol. Bull. 86, 51-80 (1944)

MOOG,F.: The functional differentiation of the small intestine. I. The accumulation of alkaline phosphomonoesterase in the duodenum of the chick.
J. exp. Zool. 115, 109-130 (1951)

MOOG,F.: The functional differentiation of the small intestine. II. The differentiation of alkaline phosphomonoesterase in the duodenum of the mouse.
J. exp. Zool. 118, 187-207 (1951)

MOOG,F. and E.L.WENGER: The occurence of a neutral mucopolysaccharide at sites of high alkaline phosphatase activity.
Amer. J. Anat. 90, 339-377 (1952)

MÜLLER,H.C. und O.v.DEIMLING: Hormonabhängige Enzymverteilung in Geweben.
Histochemie 28, 145-159 (1971)

NACHLAS,M.M., D.T.CRAWFORD and A.M.SELIGMAN: The histochemical demonstration of leucinaminopeptidase.
J. Histochem. Cytochem. 5, 264-278 (1957)

NATOCHIN,YU.V., V.G.LEONT'EV, M.N.MASLOVA, L.F.POMAZANSKAYA, N.I.PRAVDINA and E.M.KREPS: Sodium reabsorption and membrane systems of vertebrate kidneys.
J. biochem. Physiol. II, 35-41 (1975)

NOLTE,A. und M.OKHUMA: Elektronenmikroskopisch-histochemische Untersuchungen zur Darstellung saurer Mucopolysaccharide und sialinsäurehaltiger Glykoproteine in Nierenrinde und innerem Nierenmark der Ratte.
Histochemie 17, 170-180 (1969)

OGAWA,M. and H.SOKABE: The macula densa site of the avian kidney.
Z. Zellforsch. 120, 29-36 (1971)

PADYKULA,H. and E.HERMAN: The specifity of the histochemical method for adenosintriphosphatase.
J. Histochem. Cytochem. 3, 170-183 (1955)

PAK POY, R.K. and J.S.ROBERTSON: Electron microscopy of the avian renal glomerulus.
J. biophys. biochem. Cytol. 3, 183-192 (1957)

POULSON,T.L. and G.A.BARTHOLOMEW: Salt balance in the savannah sparrow.
Physiol. Zool. 35, 109-119 (1962)

RAPOPORT,S.M.: Medizinische Biochemie
VEB Verl. Volk und Gesundheit, Berlin 1969, 5. Auflage

ROBINSON,M. and C.GOPINATH: A comparative histochemical study of some oxidative and hydrolytic enzymes in the kidney of domestic food animals, laboratory animals and the fowl.
Res. Vet. Sci. 16, 355-369 (1974)

RODE',B.: Variations in the distribution pattern of acid and alkaline phosphatase activity in the kidney of some selachians.
Histochemie 7, 168-176 (1966)

RUTENBURG,A.M., S.H.RUTENBURG, B.MONIS, R.TEAGUE and A.M.SELIGMAN: Histochemical demonstration of β-D-Galactosidase in the rat.
J. Histochem. Cytochem. 6, 122-129 (1957)

SCHMIDT,U. und W.G.GUDER: Sites of enzyme activity along the nephron.
Kidney International 9, 233-242 (1976)

SCHMIDT-NIELSON, B. and R.O'DELL: Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney.
Amer. J. Physiol. 200, 1119-1124 (1961)

SILLER,W.G. and R.M.HINDLE: The arterial blood supply to the kidney of the fowl.
J. Anat., Lond. 107, 117-135 (1969)

SKADHAUGE,E. and B.SCHMIDT-NIELSON: Renal function in domestic fowl.
Amer. J. Physiol. 212, 793-798 (1967)

SKADHAUGE,E. and B.SCHMIDT-NIELSON: Renal medullary electrolyte and urea gradient in chickens and turkeys.
Amer. J. Physiol. 212, 1313-1318 (1967)

SMITH,H.W.: The Kidney. Structure and function in health and disease.
Oxford Univ. Pr., New York 1951

SPANNER,R.: Der Pfortaderkreislauf in der Vogelniere.
Gegenbauers Morph. Jahrbuch 54, 560-632 (1925)

SPERBER,I.: Excretion.: In Biology and comparative physiology of birds.
A.J.Marshall, Academic Press, New York 1960,
Vol. 1, S. 469-492

STEEDMAN,H.F.: Alcian blue 8 GS: a new stain for mucin.
Quart. J. micr. Sci. 91, 477 (1950)

STRAUS,W.: Isolation and biochemical properties from the cells of rat kidney.
J. biol. Chem. 207, 745-755 (1954)

ULLRICH,K.J.: Lokalisation des Stofftransports in der Niere.
In: KRAMER,K. und K.J.ULLRICH: Aktiver Ionentransport und Lokalisation des Stofftransports in der Niere/ Bedeutung des Gegenstromsystems für die Harnkonzentrierung.
Nierensymposion Göttingen 1959
Thieme, 76-81 (1960)

VOIGT,F.: Beitrag zur Histologie der Vogelniere.
Vet. Med. Diss., Hannover 1920

VETTER,S.M.R. and CH.W.GIBLEY,jr.: Morphogenesis and histochemistry of the developing mouse kidney.
J. Morph. 120, 135-156 (1966)

WACHSTEIN,M.: Histochemical staining reactions of the normally functioning and abnormal kidney.
J. Histochem. Cytochem. 3, 246-270 (1955)

WACHSTEIN,M. and M.BRADSHAW: Histochemical adenosin triphosphatase activity in dark and light cells of collecting tubules in the mammalian kidney.
Nature 194, 299-300 (1962)

WACHSTEIN,M., M.BRADSHAW and J.M.ORTIZ: Histochemical demonstration of mitochondrial adenosine triphosphatase activity in tissue sections.
J. Histochem. Cytochem. 10, 65-74 (1962)

WACHSTEIN,M. and M.BRADSHAW: Histochemical localization of enzyme activity in the kidney of three mammalian species during their postnatal development.
J. Histochem. Cytochem. 13, 44-56 (1965)

WENK,H.: Dehydrogenaseverteilung in Pfortadernieren. Vergleichende histochemische Untersuchungen an den Nieren von Frosch, Taube und Albinoratte.
Z. mikr.-anat. Forsch. 74, 407-435 (1966)

WIRZ,H.: Das Prinzip des Haarnadelgegenstromsystems.
In: KRAMER,K. und K.J.ULLRICH: Aktiver Ionentransport und Lokalisation des Stofftransports in der Niere/ Bedeutung des Gegenstromsystems für die Harnkonzentrierung.
Nierensymposion Göttingen 1959
Thieme, 101-110 (1960)

Herrn Prof. Dr. med. H. Amon

danke ich für die Überlassung des Themas sowie für die Beratung und freundliche Unterstützung bei der Fertigstellung der Arbeit.

Für die freundliche Unterstützung bei der Durchführung der enzymhistochemischen Reaktionen danke ich Frau H. Probst, für die Herstellung der Fotoarbeiten Herrn E. Fraedrich und für die Grafiken Frau CH. Lochmann.

Lebenslauf

Am 11. Januar 1954 wurde ich als Tochter des Industrie-Kaufmanns Heinrich Westmeier und dessen Ehefrau Anna Elisabeth, geb. Gönner, in Buchenau/Lahn geboren.

1960 -	1966	Volksschule Buchenau/Lahn
1966 -	1972	Staatliches Aufbaugymnasium Laasphe
Mai	1972	Reifeprüfung
Okt.	1972-	Studium der Humanmedizin an der Philipps-
Okt.	1978	Universität Marburg/Lahn
Aug.	1974	Ärztliche Vorprüfung
März	1976	Erster Abschnitt der Ärztlichen Prüfung
Aug.	1977	Zweiter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung
Okt.	1977-	Praktisches Jahr in der chirurgischen,
		pädiatrischen und medizinischen Klinik der
Okt.	1978	Universität Marburg/Lahn
Okt.	1978	Dritter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung

Die vorliegende Arbeit fertigte ich von September 1975 bis Mai 1978 am Anatomischen Institut der Philipps-Universität Marburg/Lahn unter der Leitung von Prof. Dr. H. Amon an.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten:

Amon, Baltzer, Bode, Buchholz, Daume, Dennhardt, Dieterich, Dimroth, Dittrich, Dombrowski, Doss, Eißner, Eschenbach, Exner, Friedrich, Ganz, Gerdes, Golenhofen, Haberich, Hamelmann, Hardewig, Havemann, Heene, Hensel, Hess, Hildebrandt, Hort, Huch, Ihm, Joseph, Kaffarnik, Karlson, Klaus, Kleinsasser, Knauff, Koecke, Koransky, Lorenz, Lorenz-Meyer, Ludwig, Mannheim, Martini, Massarat, Oepen, Perst, Petry, Pohlen, Pots, Priebe, Richter, Riecken, Rodeck, Rohen, Schaumlöffel, Schmitz-Moormann, Seifart, Siegert, Siegrist, Sodomann, Solcher, Straub, Stutte, Thoenes, Welge-Lüssen, Wendt, Wesemann, Willenbockel